ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 77

1

ЯНВАРЬ

„НАУКА"
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 77

№ 1—12

«НАУКА»
С.-ПЕТЕРБУРГСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1992

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*),
К. Л. Виноградова (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*),
И. Ю. Сумерина (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, В. С. Ипатов,
Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орёл,
К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич, Г. П. Яковлев

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitsky (*Associate Editor*),
A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), K. L. Vinogradova (*Associate Editor*), I. Yu. Sumerina (*Secretary*),
I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, V. S. Ipatov, N. I. Karayeva,
S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili,
L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass, G. P. Yakovlev

Зав. редакцией *И. В. Румянцева.* Технический редактор *Л. А. Ванькаева*
Корректоры *Л. Б. Наместникова* и *М. К. Одинокова*

Сдано в набор 18.10.91. Подписано к печати 20.04.92. Формат бумаги $70\times100^{1}/_{16}$.
Бумага офсетная № 1. Гарнитура таймс. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 11.7. Усл. кр.-отт. 12.1. Уч.-изд. л. 13.88. Тираж 1612. Тип. зак. 1605. Цена С 100.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». С.-Петербургское отделение
199034, Санкт-Петербург, В-34, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Санкт-Петербург, В-34, 9 линия, 12

© Издательство «Наука» Ботанический журнал, 1992 г.

УДК 581.3 : 582.535
© 1992

З. И. Никитичева, О. Б. Проскурина

ЭМБРИОЛОГИЯ *SCHEUCHZERIA PALUSTRIS* (*SCHEUCHZERIACEAE*)

Z. I. NIKITICHEVA, O. B. PROSKURINA. EMBRYOLOGY OF *SCHEUCHZERIA PALUSTRIS* (*SCHEUCHZERIACEAE*)

Описано развитие мужских и женских репродуктивных структур у слабо эмбриологически изученного вида *Scheuchzeria palustris*. Прослежены изменения периплазмодиального тапетума и микроспор в процессе развития пыльника. Впервые дана тканевая характеристика семяпочки и описаны особенности преобразований ее структур в процессе созревания семени. Получены новые данные о строении 7-клеточного зародышевого мешка, об этапах развития гелобиального эндосперма и особенностях развития суспензора и зародыша, включая его созревание и прорастание. Обсуждается вопрос взаимоотношений структур в ходе развития семени. Проводится сравнительный анализ эмбриологических признаков родов *Scheuchzeria*, *Triglochin* и *Lilaea*.

Scheuchzeria palustris L. является единственным представителем рода. В системе Энглера и Прантля род *Scheuchzeria* включался в состав сем. *Juncaginaceae*, в которое входили также роды *Triglochin* L., *Tetroncium* Willd. и *Lilaea* H. B. K. (Buchenau, Hieronimus, 1889). В более поздних системах род выделялся в самостоятельное семейство (Hutchinson, 1959; Melchior, 1964). А. Л. Тахтаджян (1966) рассматривал сем. *Scheuchzeriaceae* как одно из древних и относил его к пор. *Potamogetonales*, позднее — к пор. *Najadales* (Takhtajan, 1980), а в последнем варианте своей системы (Тахтаджян, 1987) выделил самостоятельный пор. *Scheuchzeriales* в рамках надпор. *Najadanae*, входящего в подкласс *Alismatidae*. Он рассматривает *Scheuchzeriales* как «относительно архаичный» порядок, который имеет общее происхождение с *Alismatales* (Тахтаджян, 1987 : 279).

S. palustris — многолетнее корневищное болотное растение до 20 см выс. Побег с очередными линейными листьями, имеющими влагалищное основание, заканчивается небольшим кистевидным соцветием. Цветки обоеполые. Андроцей из 6 тычинок, несущих крупные красно-бурые пыльники на длинных тычиночных нитях; зеленоватый небольшой гинецей состоит из 3 (2—6) слабо сросшихся у основания плодолистиков. Плод — многолистовка (Цвелев, 1982; наши наблюдения).

Сведения по эмбриологии *S. palustris* фрагментарны. Известно, что пыльник 4-гнездный, зрелые пыльцевые зерна 3-клеточные, часто соединены в пары — «диады» (Erdtman, 1943; цит. по: Lakshmanan, 1970). Установлены анатропный 2-покровный тип семяпочки (Hofmeister, 1861; Schnarf, 1931; Stenar, 1935), наличие париетальной ткани в нуцеллусе, моноспорический зародышевый мешок, гелобиальный эндосперм (Stenar, 1935). Развитие зародыша, семяпочки и семени ранее не было изучено. О строении семени имеются фрагментарные данные (Netolitzky, 1926; Плиско, 1985).

Материал и методика

Материал по разным стадиям развития генеративных структур *S. palustris* был собран в период 1985—1988 гг. в Ленинградской обл., около пос. Ленинское, и в Псковской обл., в районе пос. Алоль, где этот вид произрастает на сфагновой подушке небольших озер. Фиксацию проводили жидкостью FAA состава 7 см^3 формалина, 7 см^3 ледяной уксусной кислоты на 100 см^3 70%-го спирта. Проводку до парафина осуществляли по общепринятой методике. Срезы 12 мкм получены с помощью микротома Reichert. Для окрашивания препаратов использовали генциан-виолет по Ньютону с подкраской оранжем «Ж» в гвоздичном масле, а также реактив Шиффа с подкраской алциановым синим, для выявления углеводов и общих белков — процционовые красители (красный и синий) по методике Иванова и Литинской (1967). Рисунки выполнены с помощью микроскопа Amplival и рисовального аппарата РА-1.

Результаты исследования

Пыльник. Пыльник имеет массивный связник с выступом на вершине и 4 гнезда, объединенных по 2 в отчетливые теки (рис. 1, *2а*, *4а*). В созревшем пыльнике перегородка между сближенными гнездами одной теки разрушается и гнезда попарно объединяются (рис. 1, *6а*). Пыльник вскрывается продольными щелями, экстрорзно. Формирование стенки гнезда пыльника происходит в центробежном направлении по типу двудольных (рис. 1). Сформированная стенка состоит из 4—5 слоев клеток: эпидермиса, эндотеция, 1—2 средних слоев и тапетума. В процессе созревания пыльника клетки эпидермиса разрастаются, приобретают неправильную форму, наружная стенка клеток становится выпуклой. Она покрывается слоем с шероховатой поверхностью, содержащим в своем составе кутикулу. В клетках эндотеция, значительно увеличивающихся в объеме, развиваются фиброзные утолщения. Ребра этих утолщений располагаются перпендикулярно поверхности гнезда пыльника (рис. 1, *6*). Клетки среднего слоя вытягиваются по окружности гнезда и сплющиваются ко времени вскрытия пыльника (рис. 1, *5, 6*).

Тапетум периплазмодиального типа. Первоначально образуется однослойная ткань тапетума, окружающая в виде цилиндра находящуюся в центре спорогенную ткань (рис. 1, *2*). На стадии образования микроспороцитов клеточное состояние тапетального слоя и его пристенное положение в полости гнезда сохраняются. Во время распадения тетрад микроспор клетки тапетума теряют свои оболочки, их протопласты внедряются внутрь гнезда и сливаются, постепенно заполняя всю полость гнезда пыльника, а ядра тапетума распределяются между микроспорами (рис. 1, *3, 4*). Ядра тапетума очень крупные, равные размерам только что отделившихся микроспор или несколько превышающие их. В цитоплазме тапетального периплазмодия выявляются гранулированные образования. Ко времени созревания пыльцевых зерен цитоплазма и ядра тапетума дезинтегрируют (рис. 1, *5, 6*).

Спорогенная ткань пыльника представлена цилиндром, в поперечном сечении состоящим из 4 или более клеток. Мейоз мы не наблюдали, но есть данные, свидетельствующие о том, что он происходит по сукцессивному типу (Lakshmanan, 1970). Развитие микроспор и пыльцевого зерна происходит типичным образом. Сразу после распадения из тетрад микроспоры слабо вакуолизированы (рис. 1, *3*). Затем в них образуется крупная вакуоль, оттесняющая ядро к оболочке клетки (рис. 1, *5*), где и происходит деление ядра. Зрелые пыльцевые зерна (из вскрывшегося пыльника) 2-клеточные, большинство из них соединены попарно (рис. 1, *6*). Соединение пыльцевых зерен в пары происходит, вероятно, после разобщения микроспор из тетрад в период их роста и вакуолизации.

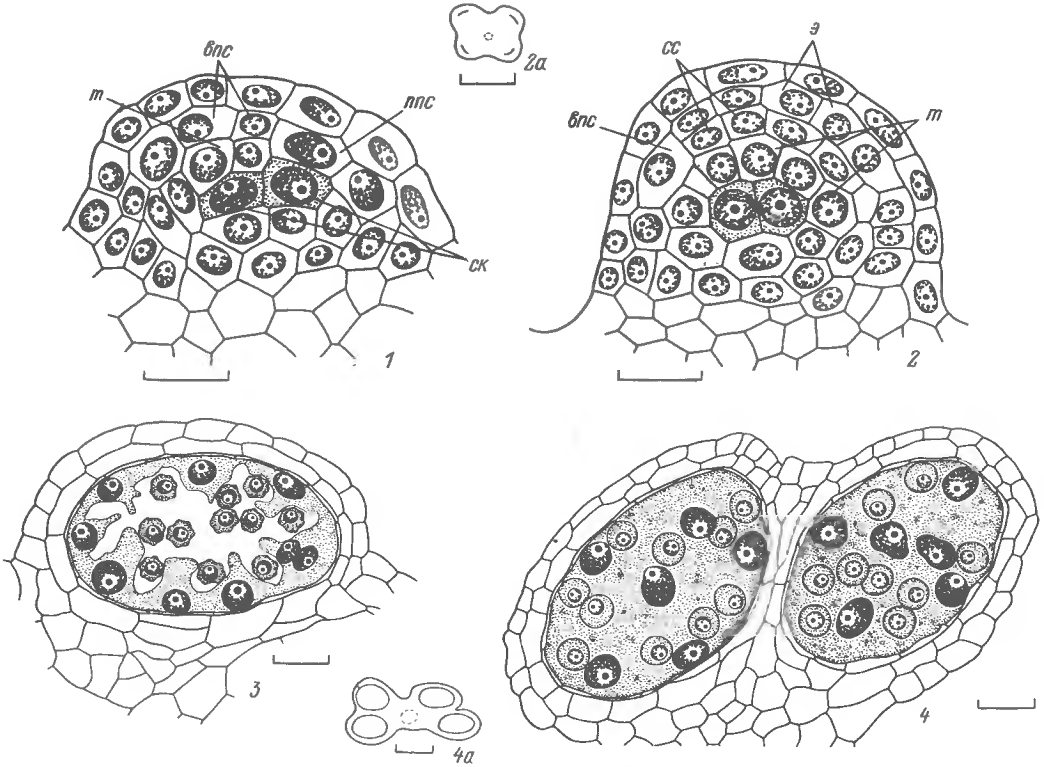


Рис. 1. Развитие пыльника и пыльцевого зерна.

1 — деление первичного париетального слоя и образование вторичного париетального слоя и тапетума; *2* — деление вторичного париетального слоя и образование эндотеция и среднего слоя; *3* — начало образования периплазмодия на стадии разобщившихся из тетрад микроспор; *4* — невакуолизированные микроспоры в массе периплазмодия; *5* — 2-клеточные пыльцевые зерна, собранные в диады: видны остатки ядер тапетума, слои стенки гнезда пыльника в жизнедеятельном состоянии; *6* — участок стенки гнезда вскрывающегося пыльника: эндотеций с фиброзными утолщениями, зрелые пыльцевые зерна в диадах; *2а, 4а, 6а* — схемы пыльников на соответствующих стадиях развития. *впс* — вторичный париетальный слой; *ппс* — первичный париетальный слой; *ск* — спорогенные клетки; *сс* — средний слой; *т* — тапетум; *э* — эндотеций. *1—6* — поперечные срезы пыльника (фрагменты). Масштабная линейка: *1—6* — 0.02; *2а, 4а* — 0.1; *6а* — 0.2 мм.

Семяпочка. Семяпочки закладываются на сближенных краях каждого из 3 плодолистиков (рис. 2, *1*). Из-за отсутствия материала по ранним стадиям развития цветка мы не смогли наблюдать строение бугорка семяпочки на стадии дифференциации в нем археспория. Семяпочка, содержащая мегаспороцит, расчленена на нуцеллус и интегументы, повернута почти на 180° (близка к анатропному положению) (рис. 2, *2*). Нуцеллус на этой стадии хорошо развит, в латеральной части представлен 3—4 слоями, в микропилярной части — 5—6 слоями; из них 3—4 слоя париетальной ткани, 2 слоя — производные клеток эпидермиса. Халазальная часть нуцеллуса слабо развита. Внутренний интегумент во время созревания мегаспороцита 2—3-слойный, не достигает вершины нуцеллуса; наружный интегумент находится в состоянии интенсивного роста и в 2 раза короче внутреннего. В фуникулусе выделяется тяж прокамбиальных клеток. В период от начала мейоза до образования 2-ядерного зародышевого мешка состояние семяпочки в целом и соотношение отдельных ее структур меняются незначительно (рис. 2, *2, 3*), что свидетельствует о быстром прохождении мейоза.

Интенсивный рост интегументов происходит в период развития и созревания зародышевого мешка (рис. 2, *3, 4, 5а, 6а*). Зрелая семяпочка *S. palustris* анат-

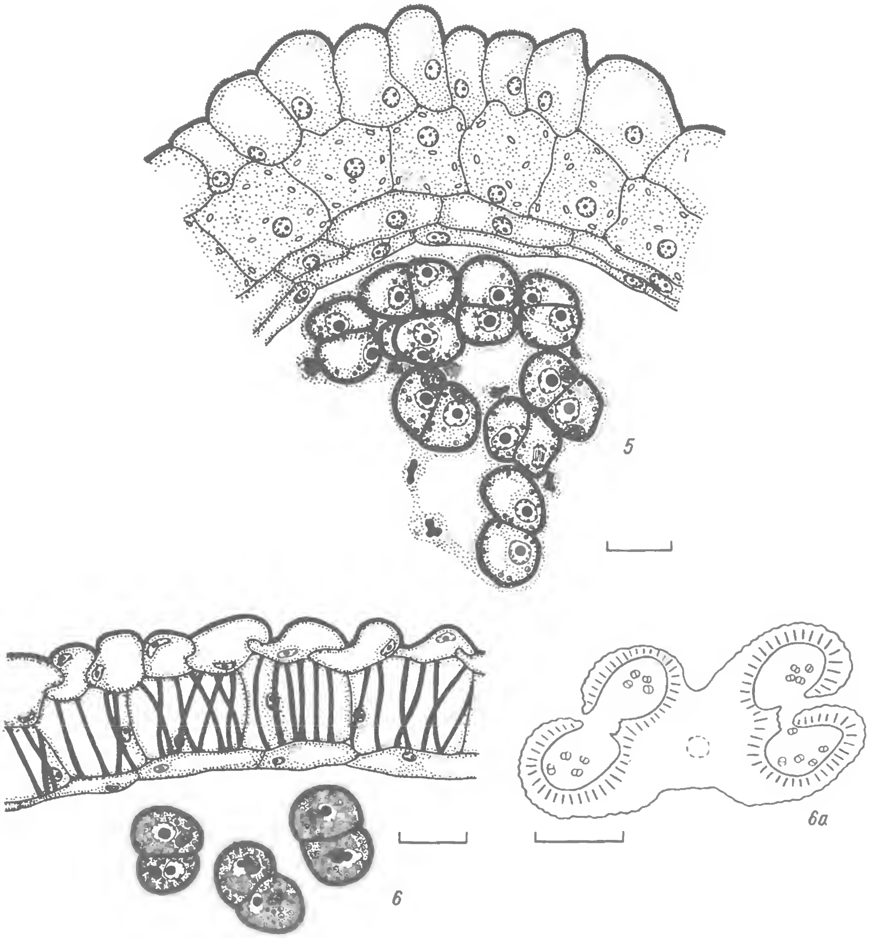


Рис. 1 (*продолжение*).

ропного типа, крассинуцеллятная, с 2 интегументами. Микропиле формируется только внутренним интегументом, причем до оплодотворения края его плотно не смыкаются, создавая широкий микропилярный канал. Нуцеллус хорошо развит, его микропилярная часть обычно состоит из 5—6 слоев: 2—4-слойного нуцеллярного колпачка и 2-слойной париетальной ткани (рис. 2, *4*, *5*). Уменьшение числа слоев париетальной ткани на этой стадии в отличие от более ранней стадии развития нуцеллуса возможно вследствие их разрушения растущей вершиной зародышевого мешка; увеличение же числа слоев нуцеллярного колпачка в апикальной части происходит за счет дополнительных периклинальных делений 2 производных слоев эпидермиса (рис. 2, *6*). Клетки нуцеллярного колпачка по своей структуре не отличаются от лежащих под ними производных париетальной клетки. Граница между гетерогенными по происхождению тканями микропилярной зоны нуцеллуса хорошо заметна при окраске генциан-виолетом по Ньютону, выявляющей различную толщину клеточных оболочек в клеточных комплексах. Латеральная часть нуцеллуса состоит из 4—5 слоев клеток (рис. 2, *4—6*), халазальная его часть не развита, постамент отсутствует: антиподальный конец зародышевого мешка находится почти на уровне основания нуцеллуса и интегументов. Нуцеллус функционирует в течение почти всего периода эмбриогенеза (см. таблицу-вклейку, *1*, *2*). После оплодотворения в нем появляются крахмальные зерна, в наибольшем количестве сосредоточенные в клетках париетальной ткани; они постепенно исчезают по мере развития зародыша. В зрелом семени нуцеллус отсутствует. Внутренний интегумент в большей своей части, которая окружает нуцеллус, 4-слойный; в микропилярной зоне он несколько утолщен за счет увеличения размера клеток и числа клеточных слоев до 5—6. Специализации клеток внутреннего эпидермиса внутреннего интегумента не наблюдается, эндотелий не формируется. Наружный интегумент массивный, состоит из 6—8-клеточных слоев. В зрелой семяпочке он несколько короче внутреннего интегумента или равен ему по высоте (рис. 2, *6а*). Со стороны фуникулуса он конгенитально с ним срастается по всей длине. Сравнительно короткий фуникулус снабжен хорошо развитым проводящим пучком с кольчатыми и спиральными трахеальными элементами. В халазе проводящий пучок разветвляется на 2 ветви, состоящие из клеток прокамбиального типа (без сосудистых элементов): одна входит в основание дорзальной части растущего наружного интегумента, другая подходит к антиподальному концу зародышевого мешка. Халаза массивная, почти равна по объему части семяпочки, образуемой нуцеллусом и интегументами (рис. 2, *4*).

Развитие зародышевого мешка. В результате мейоза мегаспороцита образуется линейная тетрада мегаспор: 3 из них дегенерируют, а халазальная дает начало моноспорическому зародышевому мешку, что подтверждает данные Stenar (1935). Зародышевый мешок в своем развитии проходит 2-, 4- и 8-ядерную 7-клеточную стадии (рис. 2, *3—5*). Сформированный зародышевый мешок (рис. 2, *4*) имеет овально-удлиненную форму с более широкой средней частью и узким халазальным концом. Центральная клетка содержит 2 полярных ядра, которые первоначально находятся на ее полюсах, вблизи их сестринских ядер, а затем сближаются и сливаются (рис. 2, *5, 6*). Яйцевой аппарат и антиподы 3-клеточные.

Зрелый зародышевый мешок *S. palustris* сравнительно небольшой (98.2 мкм), широко овальный, с коротким узким выступом в области антипод (рис. 2, *6*). Яйцевой аппарат состоит из мелких клеток и занимает небольшое пространство в конусовидной микропилярной части зародышевого мешка. В базальной части синергид развит нитчатый аппарат — лабиринт оболочки, интенсивно красящийся генциан-виолетом. Яйцеклетка почти шаровидная, имеет широкое основание и большую площадь контакта с нуцеллусом. Центральная клетка зародышевого мешка содержит тонкий постенный слой цитоплазмы, окружающий большую вакуоль; вторичное ядро находится в халазальной части клетки; 3 мелкоклетные антиподы, содержащие небольшие ядра, сохраняются, не увеличиваясь в период оплодотворения и раннего эмбриогенеза (рис. 3, *1, 2*).

Оплодотворение двойное, порогамное. Пыльцевая трубка проходит по микропиле, проникает между клетками микропилярной части нуцеллуса и входит в одну из синергид (рис. 2, *7*). Мы наблюдали картину контакта спермия с ядром яйцеклетки, свидетельствующую о премитотическом типе оплодотворения. Непосредственный контакт спермия с вторичным ядром наблюдать не удалось, но увеличение размеров первичного ядра эндосперма по сравнению с вторичным ядром центральной клетки зародышевого мешка можно считать результатом тройного слияния (рис. 2, *6, 8*).

Эндосперм. Развитие эндосперма у *S. palustris* происходит по гелобиальному типу. Первичное ядро эндосперма триплоидное. Перед делением оно располагается в халазальной части инициальной клетки эндосперма (рис. 2, *8*), где и делится с образованием поперечной стенки, которая разделяет крупную (микропилярную) и небольшую (халазальную) клетки-«камеры» (рис. 3, *1*). В процессе развития эндосперма халазальная камера увеличивается в объеме, вакуолизируется, оставаясь, как правило, 1-ядерной (рис. 3, *3а, 8а, 9а, 10а, 11а*). Она сохраняет активное состояние цитоплазмы и ядра в течение всего периода эмбриогенеза и дезинтегрирует ко времени созревания семени (рис. 3, *14*). Ха-

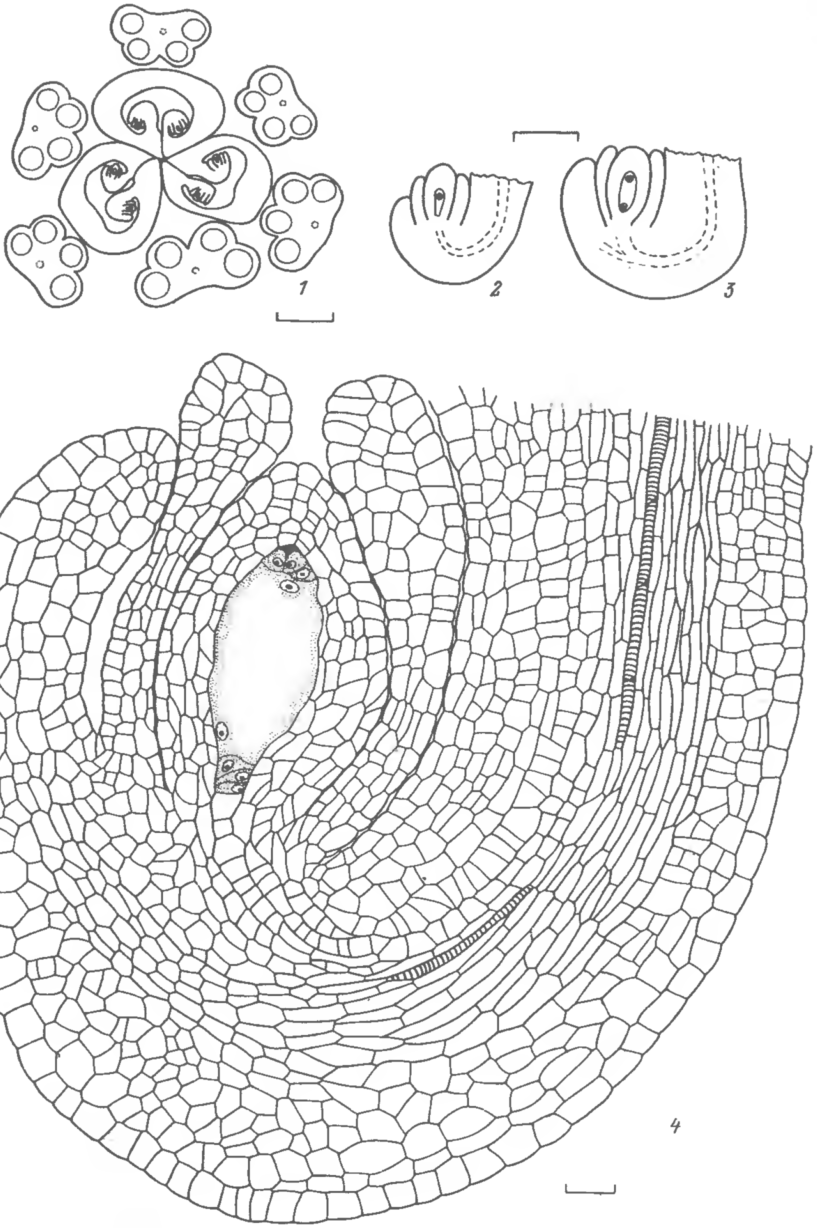


Рис. 2. Развитие и строение семяпочки и зародышевого мешка.

1 — расположение семяпочек в завязи (поперечный срез бутона); *2* — строение семяпочки на стадии мегаспороцита (продольный срез, схема); *3* — строение семяпочки на стадии 2-ядерного зародышевого мешка (схема); *4* — строение семяпочки, содержащей сформированный зародышевый мешок: *5, 6* — 7-клеточный зародышевый мешок: с контактирующими полярными ядрами (*5*) и вторичным ядром центральной клетки (*6*) в окружении нуцеллуса; *5а, 6а* — схемы строения семяпочек на соответствующих рисункам стадиях; *7* — микропилярная часть семяпочки в момент оплодотворения: в яйцеклетке контакт мужского и женского ядер; *8* — нуцеллус с оплодотворенным зародышевым мешком, в котором видны зигота и первичная клетка эндосперма с ядром в ее халазальной части. Масштабная линейка: *1* — 0.3; *2, 3, 5а, 6а* — 0.1; *4—8* — 0.2 мм.

лазальная камера, вероятно, выполняет роль гаустория, если судить по ее положению и строению. С одной стороны она контактирует с первоначально ценоцитной микропилярной камерой эндосперма, с противоположной стороны

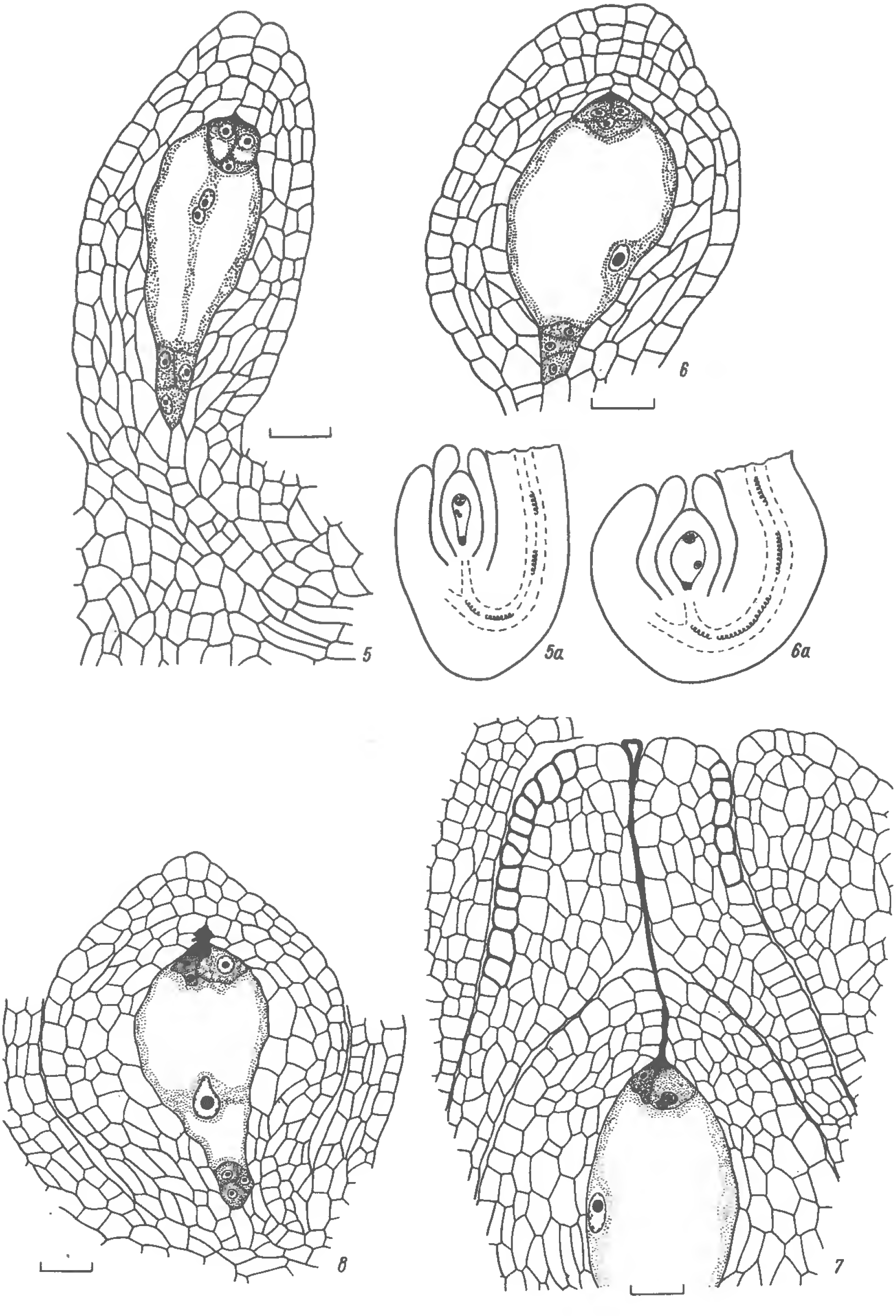


Рис. 2. (*продолжение*).

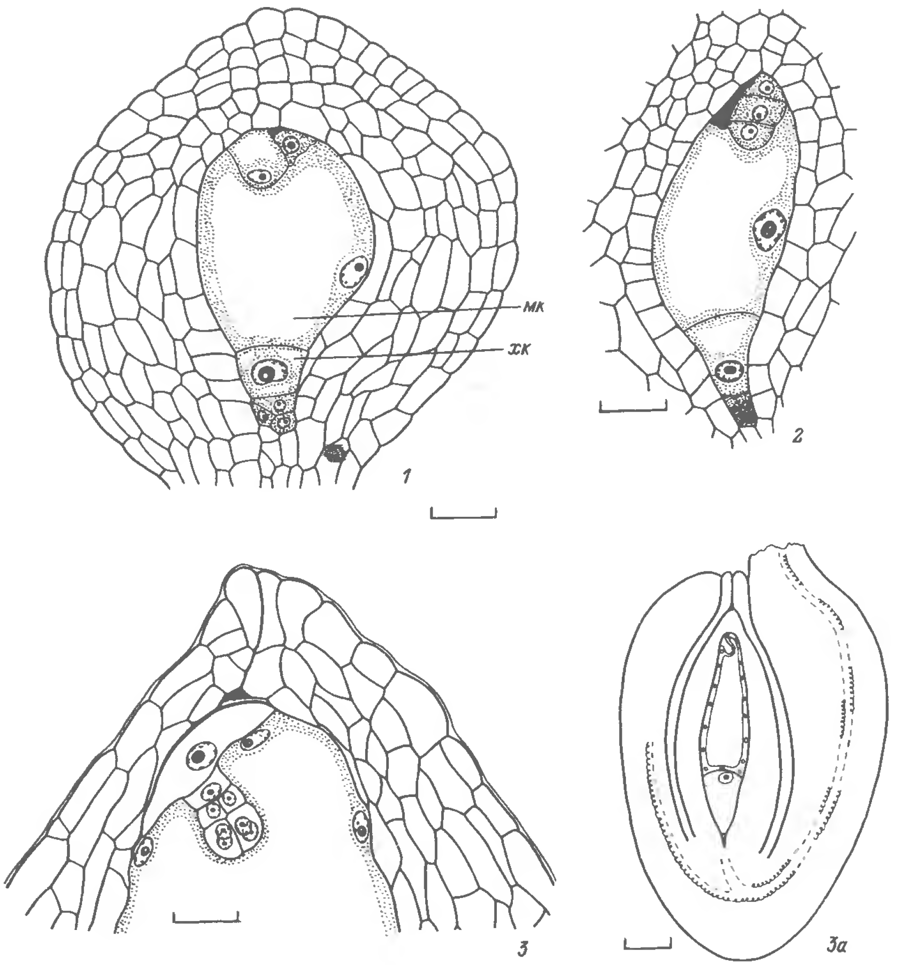


Рис. 3. Развитие зародыша, эндосперма и семени.

1 — зародышевый мешок с зиготой, 2-клеточным эндоспермом и антиподами, окруженный нуцеллусом; *2* — зародышевый мёшок с 3-клеточным зародышем, 2-клеточным эндоспермом и антиподами; *3—7* — последовательные стадии развития зародыша: видны часть ценоцитной микропилярной камеры эндосперма и микропилярная часть нуцеллуса; *8* — начало дифференциации семядоли и апекса побега в зародыше (срез не прошел через центральный цилиндр); *9—12* — зародыш в период органообразования (*12* — половина общей длины зародыша); в эндосперме — процесс клеткообразования (*9, 11*); *13* — апикальная часть растущей семядоли: видны периклинальные деления в субэпидермальном слое (стадия развития зародыша соответствует показанной на рис. 9); *3а, 8а, 9а, 10а, 11а* — схемы строения семени на соответствующих рисункам стадиях; *14* — строение зрелого семени (схема); *15—18* — этапы прорастания семени. *иам* — инициали апикальной меристемы; *к* — корень; *кв* — корневые волоски; *кз* — корневой конец зародыша; *л* — первый лист; *мк* — микропилярная «камера» 2-клеточного эндосперма; *с* — семядоля; *ск* — семенная кожура; *хк* — халазальная «камера» 2-клеточного эндосперма. *1—14* — продольные срезы. Масштабная линейка: *1—8* — 0.02; *3а, 9—12* — 0.1; *8а, 9а, 10а, 11а, 13* — 0.8; *14* — 0.3; *15—18* — 2 мм.

примыкает к антиподам, составляя завершающее звено в цепи транзиторных тканей между проводящим пучком плаценты, фуникулусом и основным эндоспермом.

Микропилярная камера эндосперма с первых делений ее ядра становится ценоцитной (рис. 3, *3, 3а, 4—7, 8а*); ядра располагаются в постенном слое цитоплазмы. Клеткообразование начинается с микропилярного полюса эндосперма и совпадает с началом органообразования в зародыше (рис. 3, *9, 9а*). Процесс образования клеточных оболочек последовательно захватывает среднюю, а затем и халазальную части эндосперма. Слой цитоплазмы эндосперма вокруг растущего конца семядоли зародыша длительное время сохраняет ядерное состояние

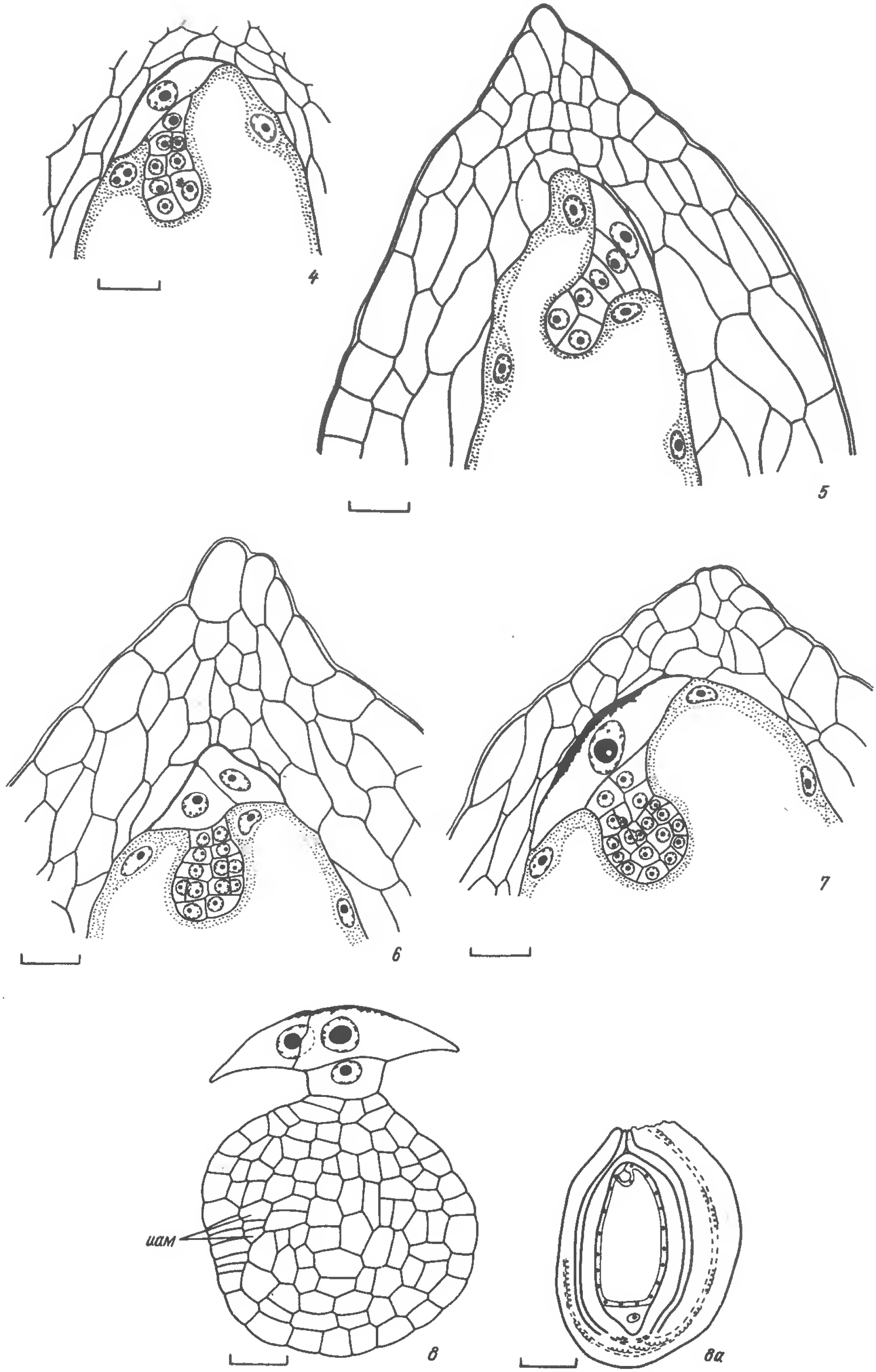


Рис. 3 (*продолжение*).

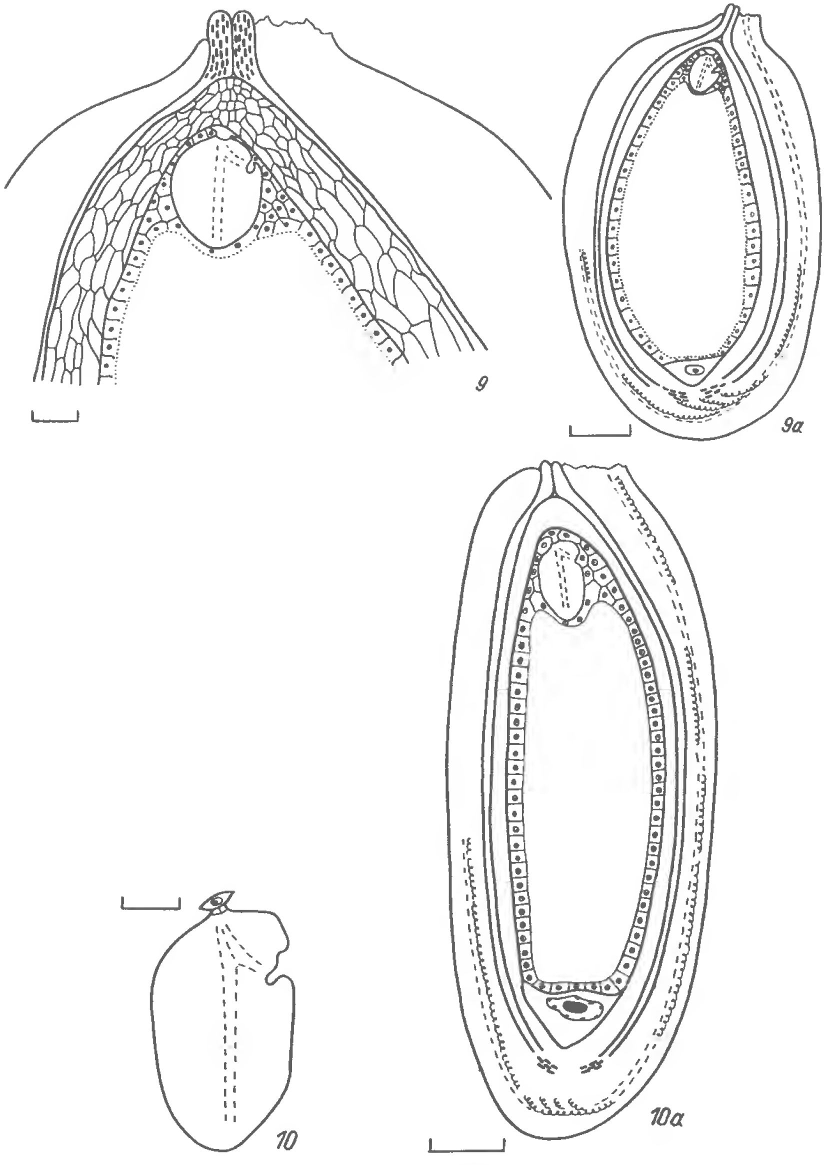


Рис. 3 (*продолжение*).

(рис. 3, *11*). Сначала в цитоплазме эндосперма закладываются периклинальные стенки (рис. 3, *9*), образующиеся клетки не имеют сформированной внутренней стенки, а являются альвеолами, как это описано у других растений с нуклеарным эндоспермом (Mares et al., 1977). Затем клетки делятся периклинально, так что число слоев увеличивается (рис. 3, *11, 11a*), а центральная вакуоль сокращается. Эту вакуоль с микропилярного конца вытесняет развивающийся зародыш, который постепенно поглощает и сдавливает окружающие его клеточные слои эндосперма. В зрелом семени эндосперм представлен тонкой плотной пленкой, одевающей зародыш и состоящей из нескольких спрессованных и трудноразличимых клеточных слоев. Можно заметить также остатки халазальной камеры, к которой примыкает терминальный конец семядоли (рис. 3, *14*).

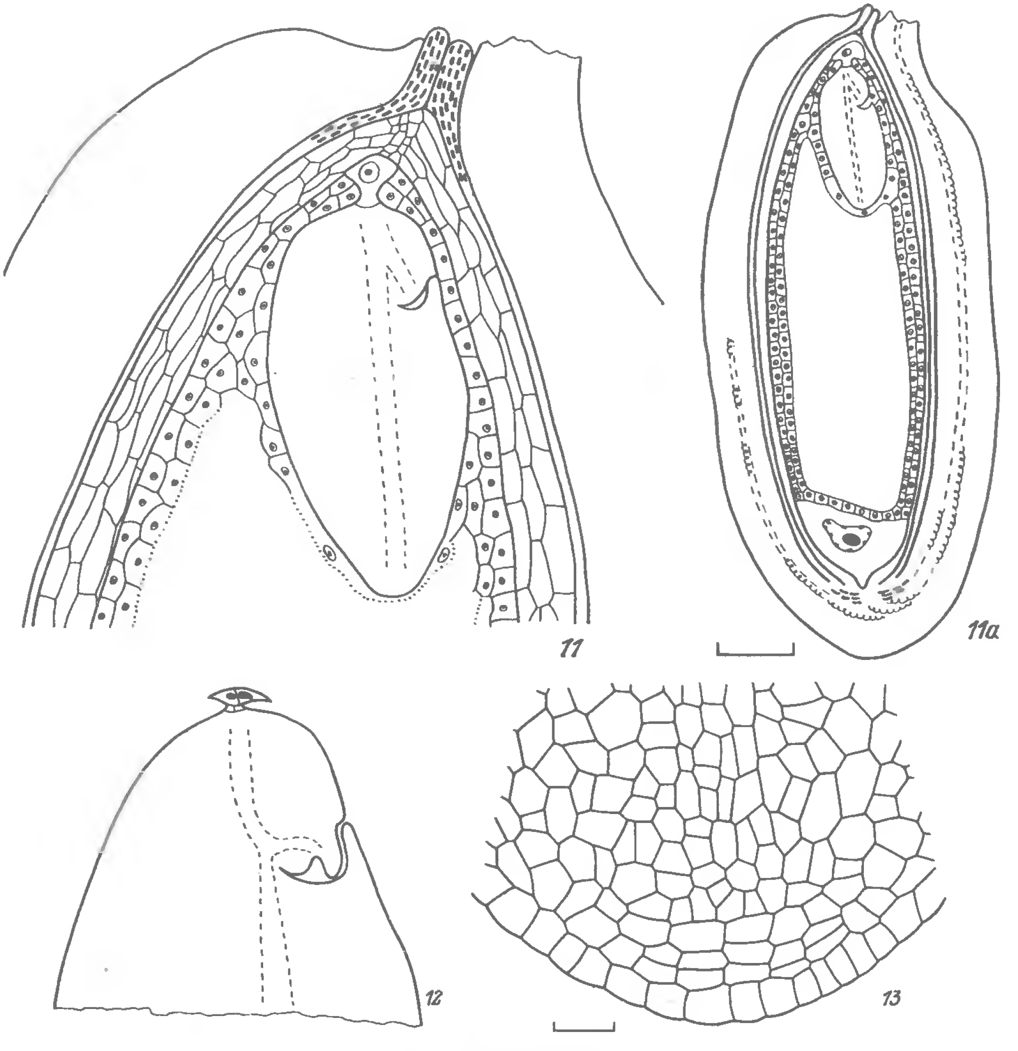


Рис. 3 (*продолжение*).

Развитие зародыша. У *S. palustris* эмбриогенез ранее не был исследован. В работе Stenar (1935) отмечено образование крупной клетки суспензора. По нашим данным, зигота перед делением шарообразна, с уплощенным широким основанием, находящимся в контакте с нуцеллусом (рис. 3, *1*). Ядро располагается в апикальной части зиготы, центр клетки занят вакуолью. После первого поперечного деления образуются 2 клетки — са и cb. Клетка са вскоре делится поперечной перегородкой, и образуется 3-клеточный проэмбрио (рис. 3, *2*). Базальная клетка cb увеличивается в объеме, разрастаясь в направлении, перпендикулярном оси зародыша, при этом значительно увеличивается площадь ее контакта с нуцеллусом (рис. 3, *3—5*). Часто (а возможно, и как правило) базальная клетка делится перегородкой, перпендикулярной основанию клетки или наклонной к нему. Она четко видна только в случае перпендикулярного расположения к плоскости среза (рис. 3, *6, 8*). Базальная клетка или обе ее производные имеют одинаковое строение: гипертрофированное ядро размещается в центре клетки, заполненной густой цитоплазмой (рис. 3, *3—8*); стенка клетки,

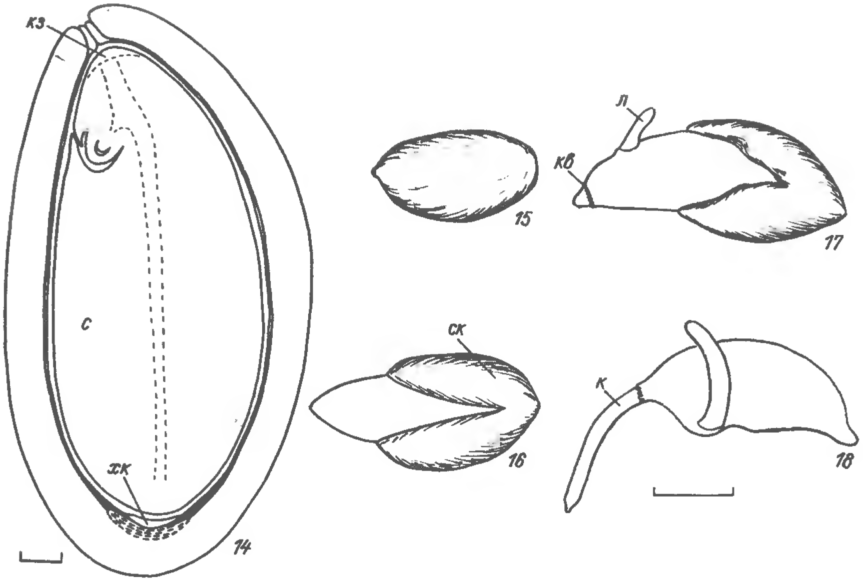


Рис. 3 (*продолжение*).

примыкающая к нуцеллусу, образует протуберанцы (рис. 3, *7, 8*). Базальная клетка cb не участвует в формировании собственно зародыша, а становится, судя по морфологическим особенностям, физиологически активной гаусториальной клеткой суспензора. Она сохраняет жизнеспособное состояние в период гистогенной и в начале органогенной дифференциации и роста собственно зародыша (рис. 3, *5—11*; см. таблицу-вклейку, *1, 2*), а к моменту созревания семени (рис. 3, *12, 14*) дегенерирует.

Клетка ca 2-клеточного зародыша делится поперечной оси зародыша перегородкой на клетки cc и cd (рис. 3, *2*). Терминальная клетка 3-клеточного линейного зародыша (cc) делится продольно 2 раза (рис. 3, *3, 4*), образуя 4 смежные клетки (квадранты). Они затем делятся (не синхронно) поперечными перегородками (рис. 3, *5*), в результате образуются 8 клеток (октанты), расположенных в 2 этажа. Клетка cd делится поперечно и продольно, образуя 2 этажа производных клеток. Из них клетка, примыкающая к квадрантам (m), участвует в формировании собственно зародыша (рис. 3, *5, 6*), а клетка, имеющая пограничную стенку с базальной клеткой cb, формирует «шейку» суспензора.

Таким образом, полученные данные, на наш взгляд, свидетельствуют о том, что раннее развитие зародыша в основных чертах соответствует Caryophyllad-типу системы Джогансена (Johansen, 1950 : 111): зигота делится поперечной перегородкой, базальная клетка cb не принимает участия в построении собственно зародыша, гипертрофируется и становится активной клеткой суспензора. Часто встречающееся у *S. palustris* разделение базальной клетки не имеет принципиального значения, так как при этом не увеличивается число этажей и обе клетки однотипны по строению и положению. Весь зародыш и узкая шейка суспензора, соединяющая его с базальной клеткой, формируются из апикальной клетки ca. На глобулярной стадии развития происходит дифференциация первичных тканей — плерома и периблемы. Нарушение симметрии и изменение формы собственно зародыша связаны с началом органообразования. В этот период наиболее интенсивно растет только семядольный локус зародыша (рис. 3, *8*). Инициали апекса побега находятся в относительном покое и окружены основанием семядоли, которое на более поздней стадии эмбриогенеза образует семядольное влагалище. Так, на продольном срезе зародыша с одной стороны апикальной меристемы побега видна мощно развитая основная часть семядоли, а с противоположной стороны — едва заметный валик в виде небольшого выступа (рис. 3, *9—12, 14*).

Семядоля возникает как латеральная структура, что, однако, затушевывается односторонним развитием части семядоли, быстро принимающей терминальное положение. Апекс побега при этом смещается в латеральное положение. В процессе развития семядоли на ее терминальном конце наблюдаются интенсивные периклинальные деления клеток субэпидермальных слоев (рис. 3, *8, 13*). В то же время происходят разрастание семядоли в ширину выше уровня апекса побега и образование нависающего над ним и прикрывающего его сверху массивного колпака (рис. 3, *10—12, 14*). Зародыш в зрелом семени прямой, массивный, удлиненно-овальный на продольном срезе, дифференцированный на органы (рис. 3, *14*).

Семядоля составляет более 3/4 общей длины зародыша, снабжена проводящим пучком, в ее паренхимной ткани содержится большое количество запасных питательных веществ в виде крахмала. Гипокотиль зародыша очень короткий, менее 1/4 от общей длины зародыша. Прокамбиальный пучок гипокотиля разветвляется на 2 — к первому листу и к семядоле. Эпикотиль зародыша представлен зачатком трубчатого первого листа и хорошо выраженной точкой роста. Зародыш окружен пленкой эндосперма и занимает всю полость семени (рис. 3, *14*).

Семена *S. palustris* прорастают ранней весной. В начале мая мы находили в моховой подушке сфагнума проклюнувшиеся семена и молодые проростки (рис. 3, *15—18*). При набухании семени семенная кожура разрывается в области микропиле на 2 половины и корневой конец зародыша выдвигается из образовавшейся щели (рис. 3, *16*). Вскоре на небольшом расстоянии от апекса корня по окружности возникает венчик корневых волосков, а затем начинается рост главного корня. Первый лист выходит через узкую щель семядольного влагалища (рис. 3, *17*). Очень быстро корень и лист удлиняются (рис. 3, *18*).

Обсуждение

В результате исследования нами получена довольно полная картина эмбрионального развития *S. palustris*. Впервые в комплексе изучено развитие всех структур семяпочки и семени, выявлен ряд особенностей, не известных ранее для этого вида.

Данные по развитию пыльника у *S. palustris*, ранее отсутствовавшие в литературе, дополняют эмбриологическую характеристику вида и могут быть использованы при обсуждении вопроса о его родственных связях. Периплазмодиальный тип тапетума, свойственный *S. palustris*, характерен почти для всех представителей порядков из подкласса *Alismatidae*. В то же время *S. palustris* имеет отличительные признаки. Пыльца, соединенная в диады (Erdtman, 1943; цит. по: Lakshmanan, 1970; оригинальные данные), встречается редко и отмечена, кроме *Scheuchzeria*, только у *Lilaea subulata* (Agraval, 1952). Формирование стенки пыльника по центробежному типу не характерно для однодольных и обнаружено пока только у *Butomus umbellatus* (Красников, 1989).

В ходе исследования зародышевого мешка у *S. palustris* выявлены 3-клеточные антиподы (сохраняющиеся в период раннего эмбриогенеза), т. е. установлено нормальное 7-клеточное его строение. Ранее в известных нам работах по эмбриологии (Hofmeister, 1861; Stenar, 1935) антиподы не были обнаружены, что отмечалось и в эмбриологических сводках G. Davis (1966) и В. А. Поддубной-Арнольди (1982). Кроме того, нами установлено наличие нитчатого аппарата в синергидах, прослежено поведение полярных ядер до процесса и в процессе оплодотворения.

При исследовании развития структур семяпочки и семени получен материал для обсуждения ряда вопросов. Хотя было известно, что семяпочка *Scheuchzeria palustris* крассинуцеллятная (Stenar, 1935), генезис нуцеллуса изучен нами впервые. Интенсивное развитие нуцеллуса отмечено в период формирования и мейоза мегаспороцита. Уточнено происхождение клеточных слоев в микропилярной части нуцеллуса, которые Davis (1966) и Поддубная-Арнольди (1982) трактовали как париетальную ткань. Наши данные показывают, что 2—3 слоя являются производными эпидермиса и образуют «нуцеллярный колпачок». Нуцеллус функционирует в течение всего периода развития семени, исчезая ко времени его созревания. Длительный период существования нуцеллуса, динамика накопления и расходования углеводов дают основание полагать, что у *S. palustris* нуцеллус является существенным органом, обеспечивающим развитие эндосперма и зародыша, и может рассматриваться как признак сравнительно низкого эволюционного уровня морфогенетической организации развивающегося семени.

Наши наблюдения подтвердили данные о развитии эндосперма у *S. palustris* по гелобиальному типу (Stenar, 1935) и позволили составить общую картину его сложных преобразований на фоне изменений, происходящих в других структурах семени. Так, переход эндосперма из ядерного состояния в клеточное происходит в период начала органогенеза в зародыше; в это время нуцеллус является еще многослойной живой тканью. По мере увеличения числа клеточных слоев эндосперма толщина нуцеллуса заметно уменьшается, а его клетки сдавливаются: происходят постепенное замещение одной структуры другой и соответствующее перемещение питательных веществ. Тем самым для интенсивного роста зародыша создается родственная ему резервная ткань эндосперма. Эта ткань развивается не только за счет деградации нуцеллуса, но и за счет активного потребления веществ из проводящего пучка семяпочки через систему специализированных структур, с ним связанных: через клетки халазы прокамбиального типа, антиподы и халазальную камеру эндосперма. По мнению Поддубной-Арнольди (1982), халазальная камера эндосперма не обнаруживает гаусториальной активности. На наш взгляд, напротив, она активно выполняет гаусториальную функцию. Мы склонны считать, что первое деление клетки эндосперма поперечной перегородкой является результатом эволюционных преобразований, приводящих к разделению функций 2 образовавшихся клеток-камер, имеющих разные функции. Микропилярная камера является инициальной клеткой основного эндосперма и развивается сложно, проходя через несколько стадий. Последовательность их такова: ценоцитная (ядерная) стадия, стадия клеткообразования, стадия формирования ткани эндосперма и накопления запасных веществ, стадия утилизации эндосперма растущим зародышем, которая завершается образованием пленки из опустевших и сдавленных клеточных слоев эндосперма. Поведение халазальной камеры иное. Она в дальнейшем не делится, а ее морфологические преобразования заключаются в увеличении размеров и эндополиплоидизации ядра, т. е. она существует без коренных изменений в течение всего периода развития собственно эндосперма и непосредственно связана с проводящим пучком через тяж узких удлиненных клеток халазы. Эта совокупность морфологических признаков базальной камеры эндосперма свидетельствует о выполнении ею гаусториальной функции, т. е. функции обеспечения развивающегося эндосперма и зародыша питательными веществами.

Эмбриогенез, по нашим данным, в наиболее существенных чертах соответствует Caryophyllad-типу, что подтверждает предположение Davis (1966), сделанное, вероятно, на основе фрагментарных данных Stenar (1935) и по аналогии с другими близко родственными семействами. Отметим характерное для *S. palustris* строение базальной клетки суспензора, растянутой перпендикулярно оси зародышевого мешка и примыкающей к париетальной ткани нуцеллуса. На абсорбционную функцию базальной суспензорной клетки указывает комплекс специфических признаков: значительные размеры клетки, гипертрофированное полиплоидное ядро, большая площадь контакта с нуцеллусом и образование в зоне контакта протуберанцев оболочки. Одновременная дегенерация суспензора и нуцеллуса в период завершения органообразования в зародыше также свидетельствует о тесной функциональной связи этих структур. Учитывая сказанное, можно предположить, что зародыш на глобулярной стадии и в начальный период органообразования использует питательные вещества из нуцеллуса. Возможно также, что растущая семядоля абсорбирует вещества, находящиеся в центральной вакуоли эндосперма, а на завершающей стадии развития зародыш снабжается уже за счет непосредственного потребления клеток эндосперма.

Дискуссионным вопросом развития зародыша однодольных остается происхождение апекса побега и семядоли. Анализ имеющегося у нас материала свидетельствует в пользу их происхождения из терминальной полусферы проэмбрио. Семядоля возникает вокруг инициальной группы клеток апекса побега в виде валика и не является терминальной по происхождению: ее центральная широкая часть, в которой закладывается проводящий пучок, растет более интенсивно, а противоположная часть — замедленно. Вследствие этого уже в раннем онтогенезе нарастает асимметричность зародыша, его продольная ось проходит через растущую семядолю, а ось, проведенная через апекс корня и апекс побега (рис. 3, *10*), отклоняется от геометрической оси тела зародыша приблизительно на 30°. Таким образом, в процессе развития семядоля занимает терминальное положение, а меристема апекса — латеральное. Мы согласны с теми авторами (Haccius, 1952; Baude, 1956; Кудряшов, 1964; Батыгина, 1974; Ly Thi Ba, Guignard, 1979; Swamy, 1980; Красников, 1989; и др.), которые трактуют такое расположение органов как вторичный результат эволюционных преобразований. С этой точки зрения зародыш *Scheuchzeria* является эволюционно продвинутым в становлении однодольности по сравнению с зародышами представителей родов *Ottelia* (Haccius, 1952), *Stratiotes* (Baude, 1956), *Potamogeton* (Ly Thi Ba, 1981), *Butomus* (Красников, 1989).

Эмбриологические данные имеют немаловажное значение при обсуждении вопросов систематики и таксономии. Сравнительный анализ эмбриологических признаков 3 родов — *Lilaea, Triglochin* и *Scheuchzeria* с целью определения таксономического статуса рода *Lilaea* был проведен J. Agraval (1962). С тех пор у нас появились дополнительные данные по эмбриологии *Triglochin* (Никитичева, Проскурина, 1990) и *Scheuchzeria* (Никитичева, 1990; настоящее исследование), которые позволяют провести более детальное сравнение.

Род *Scheuchzeria* имеет много общих признаков с родами *Triglochin* и *Lilaea* (4-гнездный пыльник, периплазмодиальный тапетум, анатропная крассинуцеллятная семяпочка с 2 интегументами, моноспорический зародышевый мешок Polygonum-типа; эмбриогенез происходит по Caryophyllad-типу с дифференциацией крупной базальной клетки суспензора, зрелый зародыш прямой, с длинными семядолями, зрелое семя без эндосперма). Все эти признаки, очевидно, указывают на родство рассматриваемых родов. Имеются, однако, и специфические признаки у каждого из этих родов, отражающие, вероятно, дивергентный путь эволюции этих таксонов. Так, у *Scheuchzeria* пыльник отличается массивным связником, имеющим выступ на вершине, периплазмодиальный тапетум с очень крупными ядрами; гинецей апокарпный из 3 плодолистиков, в каждом из них развивается 2 семяпочки; семяпочка отличается массивной халазой, толстым наружным интегументом, отсутствием постамента, гелобиальным эндоспермом; базальная клетка суспензора имеет специфическую вытянутую вдоль нуцеллуса форму. Комплекс эмбриологических признаков может служить подтверждением того, что род *Scheuchzeria* обоснованно выделяется в самостоятельное семейство.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Батыгина Т. Б. Эмбриология пшеницы. Л.: Колос, 1974. 206 с. — *Иванов В. Б., Литинская Т. К.* Одновременная окраска белков и углеводов процноновыми красителями // Цитология. 1967. Т. 9. № 9. С. 1163—1165. — *Красников Л. Г.* Эмбриология семейства *Butomaceae:* Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 191 с. — *Кудряшов Л. В.* Происхождение односемядольности однодольных на примере *Helobiae* // Бот. журн. 1964. Т. 49. № 4. С. 473—486. — *Никитичева З. И.* Семейство *Scheuchzeriaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae — Lemnaceae.* Л.: Наука, 1990. С. 26—28. — *Никитичева З. И., Проскурина О. Б.* Семейство *Juncaginaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Однодольные. *Butomaceae — Lemnaceae.* Л.: Наука, 1990. С. 28—34. — *Плиско М. А.* Семейство *Scheuchzeriaceae* // Сравнительная анатомия семян. Однодольные. Л.: Наука, 1985. С. 47—48. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Характеристика семейств покрытосеменных растений по цитоэмбриологическим признакам. М.: Наука, 1982. 353 с. — *Тахтаджян А. Л.* Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Цвелев Н. Н.* Семейство Шейхцериевые // Жизнь растений. Л.: Наука, 1982. Т. 6. С. 26—28. — *Agraval J. S.* The embryology of *Lilaea subulata* H. B. K. with a discussion on its systematic position // Phytomorphology. 1952. Vol. 2. N 1. P. 15—29. — *Baude E.* Die Embryoentwicklung von *Stratiotes aloides* // Planta. 1956. Vol. 46. N 6. P. 649—671. — *Buchenau F., Hieronymus G. Juncaginaceae* // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1889. II Tl. 1 Ab. S. 222—227. — *Davis G. L.* Systematic embryology of the Angiosperms. N. Y.; London; Sydney: John Wiley and Sons, 1966. 528 p. — *Haccius B.* Embryoentwicklung dei *Ottelia alismoides* und das Problem des terminalen monocotylen Keimblans // Planta. 1952. Vol. 40. N 5. P. 443—460. — *Hofmeister W.* Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyledonen. 1861. S. 629—760. — *Hutchinson J.* The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. Vol. 1. Oxford, 1959. 510 p. — *Johansen D. A.* Plant embryology. Chronica Botanica. Waltham. Mass., U. S. A., 1950. 350 p. — *Lakshmanan K. K. Scheuchzeriaceae* // Bull. Ind. Nat. Sci. Acad. 1970. N 41. P. 342—343. — *Ly Thi Ba.* Embryogènie comparèe et phylogènie des *Ranales* et des *Helobiales*. III. *Helobiales* // Rev. Gen. Bot. 1981. T. 88. N 1046-1048. P. 201—252. — *Ly Thi Ba, Guignard I. L.* Phylogeny of *Helobiae* and embryogenie criteria // Phytomorphology. 1979. Vol. 29. N 2-3. P. 260—266. — *Mares D. J., Stone B. A.* et al. // Austral. J. Bot. 1977. Vol. 25. N 6. P. 599—613. — A. *Engler's* Syllabus der Pflanzenfamilien. Bd 2/ Ed. by H. Melchior. Berlin, 1964. 512 S. — *Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermen-Samen. // Handb. Pflanzenanat. Bd 10. Berlin, 1926. 365 S. — *Schnarf K.* Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. 1931. S. 228. — *Stenar H.* Embryologische Beobachtungen uber *Scheuchzeria palustris* L. // Bot. Notis. Lund. 1935. S. 78—86. — *Swamy B. G. L.* Embryogenesis in *Sagittaria sagittifolia* // Phytomorphology. 1980. Vol. 30. N 2-3. P. 204—212. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of Flowering Plants (*Magnoliophyta*) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. N 3. P. 225—359.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 28 IX 1990

SUMMARY

The anther, ovule and seed development of *Scheuchzeria palustris* was investigated. The anther wall formation follows the dicotyledonous type. The periplasmodial tapetum with great nuclei has been established. Pollen grains are two-celled, aggregated in pairs. Transformation of the ovule structures during seed development has been shown. The nucellus is massive; it disappeares when the seed maturation is over. The inner integument is thin and consists of 4 layers. The outer integument is thick and forms seed coat. The embryo sac develops according to the Polygonum-type. There is filiform apparatus in synergids. The antipodal apparatus consists of 3 small cells. The endosperm is helobial with poorly pronounced haustorial function. The endosperm in the mature seed surrounds the embryo in the form of a thin film. Embryogenesis, follows the Caryophyllad-type. An embryo has large suspensor cell. The structural interaction in the process of seed development and the comparative analysis of the embryological features in genera *Scheuchzeria*, *Lilaea* and *Triglochin* are presented.

УДК 582.5/.9 : 581.16 : 575.8

© 1992

А. М. Агаджанян

К ВОПРОСУ ОБ ЭВОЛЮЦИИ САМОСОВМЕСТИМОСТИ У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ: ГЕННЫЕ МУТАЦИИ

A. M. AGHAJANIAN. ON THE PROBLEM OF SELF-COMPATIBILITY EVOLUTION IN ANGIOSPERMS: GENIC MUTATIONS

Показано значение самосовместимости для коротко- и долгоживущих растений. Рассмотрен вопрос о существовании параллелизма в сокращении длительности жизненного цикла и изменениях уровня перекрестноопыляемости у цветковых растений при эволюционных преобразованиях самонесовместимости в самосовместимость. Развиваются новые представления об эволюции самосовместимости и происхождении автофертильных видов. Согласно этим представлениям, в процессе возникновения и становления полной самосовместимости природа обошлась или могла обойтись двумя мутациями в S-локусе (локусе несовместимости). Критически обсуждается гипотеза D. Lewis и L. Crowe, согласно которой переход от типичной самонесовместимости к типичной самосовместимости осуществляется через 3-ступенчатую мутацию S-гена.

В природе и культуре ныне имеется 3 группы гермафродитных видов растений, различающихся по уровню самонесовместимости—самосовместимости. Это прежде всего типичные автостерильные (самонесовместимые) виды, обычно обозначаемые символом SI (self-incompatibility). У этих видов ввиду ингибирования пестиками активности своей пыльцы самооплодотворение оказывается невозможным. У них ярко выражена аллогамия. По оценкам Дж. Брюбейкера (1966) и D. de Nettancourt (1984), не менее половины семейств цветковых растений характеризуется системами самонесовместимости. D. Lewis (1956) полагает, что самонесовместимость у растений распространена еще шире. Она широко представлена и среди культурных растений. Самонесовместимыми являются, например, многие плодовые растения, многолетние кормовые травы, крестоцветные, рожь, свекла, гречиха, подсолнечник и др. Вопросы эволюции самонесовместимости рассмотрены в другой публикации (Агаджанян, 1986). Отметим здесь только, что по реакции пыльцы несовместимость в основном бывает 2 типов — гаметофитного (поведение пыльцы определяется собственным гаплоидным S-генотипом) и спорофитного (действие S-аллелей зависит не от конституции гаметофита, а от диплоидного генотипа растения, формирующего пыльцу). Это означает, что фенотипическая активность генов несовместимости при спорофитной самонесовместимости проявляется до мейотических процессов, т. е. в диплоидных материнских клетках пыльцы, в то время как гаметофитной самонесовместимости присуще постмейотическое действие S-аллелей. Наиболее распространенной оказалась гаметофитная самонесовместимость (Брюбейкер, 1966). Уместно отметить, что у большей части видов, характеризующихся гаметофитной системой несовместимости, самонесовместимость определяется одним мультиаллельным локусом. Этот тип несовместимости впервые был описан E. East и A. Mangelsdorf (1925) на видах рода *Nicotiana*. У некоторых видов, обладающих гаметофитным типом несовместимости, самонесовместимость контролируется на комплементарной основе 2 (иногда 3—4) полиаллельными локусами. Эта система характерна для сахарной свеклы, ржи (вообще типична для видов *Poacea*) и ряда других видов. Самонесовместимость типа Nicotiana является примитивной по отношению к спорофитной и комплексной гаметофитной системам несовместимости, которые характерны для наиболее продвинутых в эволюционном отношении семейств цветковых растений. Заметим также, что если у современных покрытосеменных самонесовместимость реализуется в тканях пестика, а потому является необычайно эффективным и экономичным (неудачные сочетания гамет предотвращаются до оплодотворения) механизмом перекрестного опыления, то у ранних цветковых растений самонесовместимость могла носить только межгаметный характер, потому что у них, как полагает А. Л. Тахтаджян (1961, 1970), не могло быть специальных морфологических приспособлений для предотвращения самоопыления. Поэтому вполне справедливым представляется мнение M. Whitehouse (1950), что расцвет покрытосеменных в меловой период фактически связан с возникновением столбика и эволюцией самонесовместимости.

Напомним, что, кроме самостерильных, имеется еще 2 группы автофертильных видов. Это — автофертильные виды с невысоким уровнем самосовместимости (SF, self-fertility), в основном являющиеся перекрестноопылителями. Самоопыление здесь носит факультативный характер и наблюдается главным образом в неблагоприятных условиях среды. У SF-видов соотношение перекрестного опыления и самоопыления является гибким и меняется с изменением среды (погоды, насекомых-опылителей). К этой группе растений относятся, например, *Antirrhinum majus* L., *Papaver alpinum* L., *Nicotiana langsdorffii* Wein, *Lycopersicon pennellii* Mill. (*Solanum pennellii* Corr.), *L. hirsutum* f. *glabratum* C. H. Mull, *Secale africanum* Starf, самосовместимые виды клевера, люцерны, энотеры и др. По уровню перекрестноопыляемости к этой группе видов близок *Cheiranthus cheiri* L., имеющий частичную автостерильность, названную A. Bateman (1956) криптической самонесовместимостью. Видов этой группы в общем немного. Далее идут типичные самосовместимые виды (SC, self-compatibility). В системе воспроизведения этих видов доминирующим является самоопыление. К группе SC относятся ряд диких видов с коротким жизненным циклом и преобладающее большинство культигенов, у которых хозяйственную ценность представляют плоды и семена, например *Antirrhinum orontium* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., многие виды табака, рис, пшеница, ячмень (кроме *Hordeum bulbosum* L.), овес, фасоль, горох и многие другие возделываемые растения.

Хорошо известно, что самосовместимые виды произошли от самонесовместимых предков (Bateman, 1952; Lewis, 1956; Stebbins, 1957; Lewis, Crowe, 1958; Crowe, 1964; Baker, 1966). О том, что самонесовместимые виды эволюционно предшествовали самосовместимым или что самосовместимость представляет собой производное состояние от самонесовместимости, свидетельствуют следующие факты, подытоженные G. Stebbins (1957). 1. В тех родах, отношения между видами которых изучены филогенетически, самоопыляющиеся виды по морфологическим признакам явно более специализированные, чем их перекрестноопыляющиеся родичи. 2. Многие самоопыляющиеся виды имеют приспособления, которые могли бы иметь большое значение в отборе только при перекрестном опылении, например приспособления для посещения цветков насекомыми, переносящими пыльцу. 3. В некоторых группах самосовместимые виды или популяции произошли от самонесовместимых видов в историческое время, к примеру львиный зев *Antirrhinum majus* или гомостильные популяции у обычного гетеростильного вида *Primula vulgaris* Huds. 4. Различные роды одного и того же семейства или близкородственных семейств, которые включают в себя автостерильные виды, обычно имеют одинаковую генетическую основу самонесовместимости, а мутация от одного аллеля самонесовместимости к другому не происходит с частотой, достаточной для экспериментального обнаружения, в то время как мутации, подавляющие активность этих аллелей, т. е. приводящие от автостерильности к автофертильности, происходят довольно часто.

Как мы знаем, одни системы несовместимости развивались из других. Сопоставление известных в настоящее время систем несовместимости дает основание считать, что существует эволюционная тенденция уменьшения степени аутбридинга у покрытосеменных в процессе совершенствования самонесовместимости (переход от 1-локусной самонесовместимости гаметофитного типа к 2-локусной, от гаметофитной — к спорофитной) (Агаджанян, 1988). Все же подлинное изменение самонесовместимости происходит только в результате мутаций автофертильности. Эволюционному преобразованию самонесовместимости в самосовместимость путем последовательных генных мутаций и посвящена данная статья.

Сначала рассмотрим значение самосовместимости для различных жизненных форм. Очевидно, что направление эволюции жизненных форм и жизненного цикла в немалой степени способствует возникновению и становлению самосовместимости.

Одним из основных направлений в приспособительной эволюции цветковых растений является переход от древесных форм к травянистым (Тахтаджян, 1954, 1966). Тахтаджян (1966) отмечает, что чем короче период наступления репродуктивной фазы растений, тем выше темпы эволюции. Причина того, что укорочение жизненного цикла способствует более быстрой эволюции растительных форм, заключается в ускорении смены поколений, т. е., по образному выражению А. Леопольда (1968), «оборачиваемости» генетического материала. В целом оно носит адаптивный характер и у животных (Тахтаджян, 1966; Шмальгаузен, 1968, 1969). Правда, у общественных животных с высоким коэффициентом цефализации (развития мозга) и большими размерами тела эволюция идет на некоторые уступки, и долголетие становится объектом положительного отбора, пусть даже слабого (Комфорт, 1967; Малиновский, 1973). В общем же темпы эволюции и ботанических, и зоологических объектов связаны со скоростью смены поколений: сокращение продолжительности жизненного цикла видов способствует ускорению эволюции.

Отмечая, что многолетние растения являются более примитивными, а однолетние — эволюционно более продвинутыми, вспомним, что самонесовместимость у первых представлена в значительно большей степени, чем у вторых (Stebbins, 1950, 1957; Grant, 1958). Возникает вопрос, почему параллельно с эволюцией жизненного цикла от многолетности к однолетности идет эволюция от самонесовместимости к самосовместимости? Вероятно, главной причиной такой коэволюции является то, что однолетние растения, как известно (Levin, 1971; Коваленко и др., 1987), сильнее страдают от снижения репродуктивного потенциала, чем многолетние. В самом деле, у однолетних растений самонесовместимость, особенно крайняя ее степень, может оказаться роковой при экологических стрессах. В неблагоприятных условиях самоопыление, конечно, является более гарантированным способом получения семян, чем перекрестное, и, так как у однолетних растений семенная продуктивность имеет несравненно большее значение, чем у растений с более длинным жизненным циклом, то именно в этих условиях самоопыление получает селективное преимущество. В качестве примера приведем такой факт. Как известно, тропики характеризуются общим постоянством условий среды. В этих относительно постоянных и благоприятных условиях существования перекрестное опыление стало доминирующим (Первухина, 1970; Смит, 1981; Перри, 1985). При продвижении к полюсам, т. е. при усилении континентальности климата и постепенном замещении деревьев травами, все более и более увеличивается количество автофертильных видов (Первухина, 1970).

Существует также мнение (Турбин, 1968, 1971; Палилов, 1976; Палилов и др., 1981), что, напротив, в относительно постоянных условиях среды эволюция способствует самоопылению. Если же эволюция осуществлялась в резко изменчивых условиях функционирования, то полезной оказывалась перекрестноопыляемость, а следовательно, и гетерозиготное состояние. В пользу этого утверждения обычно приводятся экспериментальные данные, показывающие, что гибриды (гетерозиготы) обладают большей стабильностью в фенотипическом выражении количественных признаков в изменяющихся условиях среды, чем инбреды (гомозиготы). Действительно, превосходство гетерозигот над гомозиготами в этих опытах не вызывает сомнения. Непонятно только, каким образом в природной обстановке в резко меняющихся условиях среды формируется и воспроизводится гетерозиготность, ведь нормально она может воспроизводиться только при перекрестноопыляемости, которая возможна лишь в оптимальных условиях (при наличии опылителей, в отсутствие дождливой погоды и т. д.).

Благодаря преимуществу, получаемому однолетними растениями в неблагоприятных условиях, у них может произойти сдвиг от аллогамии к автогамии даже при некотором ухудшении жизнеспособности самоопыленных (т. е. гомозиготных) растений. Определенное понижение жизнеспособности у гомозиготных организмов может компенсироваться увеличением семенной продуктивности. И если выгода, полученная от увеличения семенной продуктивности при самоопылении, превалирует над проигрышем, проистекающим от уменьшения жизнеспособности потомков в результате потери гетерозиготности (сверхкомпенсация), то в популяции постепенно устанавливается автофертильность. При простой компенсации параллельно будут существовать автофертильность и автостерильность.

Таким образом, в резко меняющихся неблагоприятных условиях среды автофертильность имеет адаптивное преимущество, и тем большее, чем выше скорость смены поколений. Семенная продуктивность растений при самосовместимости в значительно меньшей мере, чем при самонесовместимости, зависит от изменений окружающей среды. И все же автофертильность, обеспечивая относительную стабильность в плодоношении растений, является не только результатом эволюции в неблагоприятных условиях среды. G. Stebbins (1957) показал, что в некоторых случаях самоопыление получает селективное преимущество и в самых благоприятных для перекрестного опыления условиях, например, у однолетних сорняков в связи с заселением ими новых мест обитания. Селективное преимущество генов, увеличивающих степень самоопыления, подчеркивается и другими авторами (Charlesworth, Charlesworth, 1979). Неудивительно поэтому, что у однолетних растений доминирующее положение занимает автофертильность. Быть может, переходу к самоопылению у форм с коротким жизненным циклом способствует и то обстоятельство, что у них наблюдаются резкие численные колебания (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Пономарев, Демьянова, 1980). Если бы эти популяции были самонесовместимыми, то в периоды спада численности происходило бы значительное обеднение их генофонда, однако гомозиготный баланс самоопылителей ограждает их от этого. Естественно поэтому, что самоопыление (вернее, самосовместимость) является более универсальной адаптацией растения к условиям существования, чем перекрестное опыление (самонесовместимость). Отсюда вытекает, что в будущей флоре Земли удельный вес самоопыления в системе размножения будет возрастать, а дальнейший биологический прогресс будет происходить в основном на фоне самосовместимости, причем в тем большей мере, чем более данная зона отдалена от экваториальных районов. Хотя мы не знаем точно, какая система размножения является наиболее распространенной в данную геологическую эпоху, можно, вероятно, считать, что современная флора медленно, но неуклонно идет по пути накопления самосовместимости. Иначе говоря, генеральным направлением эволюции систем размножения является преобразование самонесовместимости в самосовместимость.

Итак, сокращение жизненного цикла способствует закреплению автофертильных мутаций у растительных видов. Все это, однако, не означает, что у долгоживущих древесных или травянистых растений мутация в S-локусе, приводящая к возникновению автофертильности, происходит с меньшей частотой. Конечно, мутации в S-локусе у всех групп растений носят случайный характер, но становление и распространение самосовместимости были бы невозможными, если бы она не имела адаптивного преимущества и не поддерживалась естественным отбором. Поскольку такие мутации у долгоживущих растений обычно не имеют селективного значения, они, как правило, просто не удерживаются при отборе. У однолетних растений самоопыление может эволюционировать и тогда, когда его преимущество выражается только в репродуктивных возможностях (Crosby, 1949). У многолетних же растений главным, безусловно, является жизнеспособность самих организмов, и превосходство гетерозигот проявляется у них особенно явно, так как «оборачиваемость» генетического материала здесь замедлена, что компенсируется преимуществами перекрестного опыления, хотя плодовитость при этом нередко оказывается ослабленной.

Теперь о самом механизме возникновения и становления автофертильности. Согласно известной модели D. Lewis и L. Crowe (1958), переход от типичной самонесовместимости к типичной самосовместимости осуществляется путем 3-ступенчатой мутации в S-локусе: SI ⟶ Sc ⟶ Sc′ ⟶ SC. [Одноэтапная мутация от SI к SC, как справедливо отмечают авторы, не может установиться в исходной самонесовместимой популяции; кроме того, 1-ступенчатая мутация SI ⟶ SC, как показал K. Pandey (1956) на *Trifolium repens* L., оказывается летальной]. Сначала от предковых SI-видов образовались автофертильные формы или виды типа SF. Разумеется, автофертильная мутация S_f при своем возникновении находится в гетерозиготном состоянии, и лишь в дальнейшем при самоопылении или скрещивании гетерозигот между собой образуется гомозигота по данной мутации. Эти виды еще сохраняют двусторонние связи с исходными предковыми видами. У SF-форм, согласно схеме Lewis и Crowe, барьерная способность пестиков должна быть такой же сильной, как у предковых SI-форм, поскольку, как считают авторы, при мутационных изменениях гена самонесовместимости и возникновении 1-й стадии самосовместимости изменяется лишь пыльцевая часть S-гена. Впоследствии из SF-видов через гипотетическую промежуточную самосовместимую Sc′-форму происходят типичные самосовместимые виды. По мнению авторов, у Sc′-форм происходит инактивация уже пестичной части S-локуса, благодаря чему их столбики, якобы, не ингибируют пыльцу SC-видов и пыльца не подавляется в пестиках SI-видов. Но, судя по всему, любая мутация S-гена затрагивает реакции несовместимости как пыльцы, так и пестика. Об этом свидетельствуют многочисленные экспериментальные данные, показывающие, что ингибирующая способность пестиков у SI-видов заметно сильнее таковой у SF-видов. SF-виды уступают SI-видам и по конкурентной способности пыльцы. Необходимость постулирования Lewis и Crowe Sc′-формы-моста возникла вследствие того, что генетическая связь между существующими ныне SF- и SC-формами осуществляется только при условии, если SC-форма выступает в роли женской особи, в то время как для полноты схемы нужно, чтобы любые 2 соседние формы в той или иной мере были взаимно совместимыми. Для данной гипотезы теоретической базой служила идея о независимом (индивидуальном, самостоятельном) характере действия всех типов S-аллелей у видов с гаметофитной системой несовместимости. При таком подходе к делу было невозможно объяснить происхождение SC-видов на основе реально имеющихся форм. Возникшие затруднения Lewis и Crowe устранили, построив гипотетическую стадию Sc′, которая связала между собой стадии SF и SC.

Однако это недостающее звено до сих пор не обнаружено. Кроме того, как оказалось, правило индивидуального действия S-аллелей, свойственное «чистым» самонесовместимым видам с гаметофитной системой несовместимости, не действует у гибридов, гетерозиготных по разным типам этих аллелей. На основании многочисленных свидетельств отклонения у таких гетерозигот от принципа независимого действия S-аллелей (некоторые из них будут указаны чуть позже) нами (Агаджанян, 1978, 1980, 1988) предложена новая гипотеза эволюции самосовместимости и происхождения автофертильных видов, которую можно назвать гипотезой нивелирующего эффекта S-генов. Согласно ей, в процессе возникновения полной самосовместимости, т. е. перехода от первозданных SI-видов к современным SC-видам, природа обошлась или по крайней мере могла обойтись только одной промежуточной стадией мутации автофертильности. Эту гипотезу о возможностях выведения SC непосредственно из SF (Sc, по символике Lewis и Crow), минуя 2-ю промежуточную стадию самосовместимости Sc′, мы вывели на основе фактов, показывающих, что и в пестике, и в пыльце SC × × SI, SC × SF, SF × SI происходит ослабление реакции более активных S-аллелей, а именно S_i для гетерозигот S_iS_c, S_iS_f и S_f для гетерозигот S_fS_c. У этих же гибридов повышается активность пыльцы с факторами Sc (для гетерозигот S_iS_c и S_fS_c) и S_f (для гетерозигот S_iS_f).

Приведем лишь немногие литературные и собственные экспериментальные доказательства. Это прежде всего такая особенность в поведении межвидовых гибридов, как полная неудача (в опытах, исключающих тождественность S-аллелей пыльцы и пестика) возвратных скрещиваний F_1 между SC- и SI-видами с самонесовместимым родительским видом при использовании 1-го поколения в качестве пыльцевых компонентов (McGuire, Rick, 1954; Martin, 1961; Hardon, 1967; Агаджанян, 1978, 1988). А ведь при независимом действии S-аллелей половина производимой этими гибридами (гетерозигота S_iS_c) пыльцы, а именно пыльца с фактором S_i, должна была быть вполне совместимой в пестиках родительской SI-формы. У растений F_1, как мы видим, налицо факт ослабления реакции пыльцы S_i по сравнению с пыльцой S_i, продуцируемой самонесовместимым родителем гибрида. Причем это ослабление оказывается столь серьезным, что данная пыльца подавляется даже в пестиках SF-видов, в то время как последние хорошо воспринимают пыльцу самих SI-видов (Pandey, 1968; Агаджанян, 1978). Между тем скрещивания поздних поколений таких гибридов с SI-родителем бывают успешными уже в обоих направлениях. Так, например, при опылении пыльцой растений F_2—F_6 гибрида SC *Lycopersicon esculentum* и SI *L. hirsutum* некастрированных цветков (в общей сложности 147 цветков) другой (неродственной) линии родительского SI-вида мы совершенно не получили завязывания плодов. Однако скрещивания *L. hirsutum* (♀) с более поздними поколениями гибридов (F_7, F_8) оказались в достаточной степени успешными. Отметим, что по гибридам *L. esculentum* × *L. peruvianum* (L.) Mill. положительные результаты получены уже при опылении пыльцой растений F_3. Любопытно, что в обеих комбинациях чем старше поколение гибрида, тем выше совместимость его пыльцы с родительской SI-формой. Весьма интересными здесь представляются и результаты взаимной скрещиваемости разных поколений гибридов. В этих скрещиваниях успех обеспечивается только в том случае, если гибриды младшего поколения берутся в качестве материнского компонента, а старшего — в качестве отцовского (McGuire, Rick, 1954; Агаджанян, 1979). То же происходит и с разными поколениями замещенных беккроссов (Агаджанян, 1979). Все это свидетельствует о том, что у гибридов между SC- и SI-видами ранние поколения, особенно 1-е, несмотря на фенотипическое проявление у них самонесовместимости, по выраженности этого признака в известной мере уступают SI-компоненту исходного скрещивания. Однако в последующих поколениях гибридов вследствие постепенного вытеснения генома самосовместимых видов и замещения его генетическим материалом самонесовместимых видов [а мы знаем (Агаджанян, 1978, 1987б, 1988), что этот процесс происходит не только в результате возвратных скрещиваний, но и чисто спонтанно в череде поколений] имеет место повышение уровня самонесовместимости вплоть до степени развития признака у автостерильной родительской формы. Параллельно с этим у гибридов наблюдается довольно полное восстановление функций пестика и пыльцы, свойственных SI-родителю.

Далее, у гибридов SC × SF в соответствии с правилом независимого действия S-аллелей из 4 возможных направлений возвратных скрещиваний результативными должны быть все, кроме такого, в котором F_1 используется в качестве женской особи, а SC-вид — мужской. Реальная картина, однако, во многом оказывается иной. Во-первых, так же как и у гибридов SC × SI, скрещивания в направлении SF-родитель × F_1 также не удаются, хотя в этом сочетании, согласно представлениям о самостоятельном действии S-аллелей, половина пыльцы гибридов должна была быть функциональной. Следовательно, у гетерозигот Sf S_c произошло ослабление активности пыльцы с фактором S_f. Во-вторых, скрещивания F_1 × SC-родитель, которые, согласно гипотезе Lewis и Crowe, должны были быть полностью безуспешными, в известной мере оказались совместимыми (Агаджанян, 1980, 1988, 1989). Следовательно, пестичная совместимость у гетерозигот S_fS_c оказалась выше, чем у родителя SF. Реакция межаллельного взаимодействия в локусе несовместимости обнаружена и в комбинации SF × SI. Здесь упомянем лишь 2 аспекта.

1. В ряде исследований скрещивания между SF- и SI-формами или видами оказались возможными лишь при использовании SF в качестве женских особей. Согласно гипотезе независимого действия S-аллелей, в F_1 этих гибридов следовало ожидать появления только SI-растений, причем такой силы развития самонесовместимости, как у родителя SI. (Самооплодотворение должно было быть исключено ввиду ожидаемой блокировки обоих типов пыльцевых трубок: S_i-несущих, потому что имеется идентичный аллель в пестике, а S_f-несущих — по аналогии с исходными скрещиваниями). Между тем в этих опытах самонесовместимость оказывается нарушенной настолько, что в одних случаях часть растений приобретает способность воспринимать пыльцу родителя SF (Abdalla, 1970), в других — проявлять реакцию самосовместимости и совместимости с пыльцой автофертильного родителя (Martin, 1964), в третьих — таковыми оказываются уже все растения (Stout, 1952), в четвертых — гибридные растения по выраженности самосовместимости превосходят автофертильного родителя (Агаджанян, 1981, 1988).

2. Даже в тех случаях, когда между SF- и SI-формами односторонняя несовместимость отсутствует, в принципе индивидуального действия S-аллелей предполагается, что самосовместимость гибридов (полученных в любом из направлений скрещивания) в лучшем случае должна находиться на уровне автофертильного родителя. Однако нередко гибриды F_1 показывают гетерозис по самосовместимости (Федоров и др., 1967; Гуньков, 1971; Кедров-Зихман, Поняговская, 1977).

Данные по 3 группам гибридов в обобщенном виде приведены в табл. 1. Как нам представляется, в совокупности они свидетельствуют о том, что правило независимого действия S-аллелей, характерное для автостерильных видов с гаметофитным типом несовместимости, значительно нарушается у гетерозигот по разным формам этих аллелей. У всех таких гетерозигот изменяется активность S-аллелей как в пыльце, так и в пестике. Эти факты более уже не вызывают сомнений. Вероятно, у всех рассмотренных гибридов возникает реакция межаллельного взаимодействия в S-локусе.

Под влиянием Sc-аллеля, например, повышается пестичная совместимость у гетерозигот S_iS_c и S_fS_c, а также снижается оплодотворяющая способность пыльцы с факторами S_i и S_f. Вместе с тем очевидно, что аллельное взаимодействие — это не единственная причина изменения активности S-генов у межвидовых гибридов. Несомненно, в значительной мере это зависит и от соотношения генетического материала самосовместимых и самонесовместимых видов в геноме гибридных растений. Ведь это факт, что разные генерации одних и тех же гибридных комбинаций различаются по степени активности S-генов, а, главное, по мере вытеснения в ряду поколений гибридов генома самосовместимых видов и замещения его генетическим ма-

ТАБЛИЦА 1

Проявление совместимости между разными поколениями межвидовых гибридов в беккроссных скрещиваниях гибридных растений с родительскими видами

Комбинация скрещивания		Ожидаемая реакция (по гипотезе независимого действия S-аллелей)	Фактически наблюдаемая реакция	Литературный источник
♀	♂			
Гибриды между SC- и SI-видами				
F_1	SC-вид	—	—	McGuire, Rick, 1954; Martin, 1961, 1967; Hardon, 1967; Агаджанян, 1978, 1988
F_1	SI-вид	+	+	
SC-вид	F_1	+	+	
SI-вид	F_1	+	—	
F_1	F_2	+	Некоторое отклонение результатов от ожидаемых	McGuire, Rick, 1954
F_2	F_1	Совместимость в половине случаев	Сильное отклонение результатов от ожидаемых	» »
SI-вид	F_2	+	»	» »
SI-вид	F_2—F_6	+	—	Агаджанян, 1978
SI-вид	F_7, F_8	+	+	» »
F_1	F_2	+	+	Агаджанян, 1979
F_2	F_1	+	—	» »
F_2	F_3	+	+	» »
F_3	F_2	+	—	» »
Гибриды между SC- и SF-видами				
SC-вид	F_1	+	+	Martin, 1967; Агаджанян, 1980, 1988, 1989
SF-вид	F_1	+	—	
F_1	SC-вид	—	—	» »
F_1	SF-вид	+	+	» »
Гибриды между SF- и SI-видами или формами				
а) Скрещивания удаются только при использовании SF-формы в качестве женского компонента				
F_1	SF-форма	—	Совместимость у части растений	Martin, 1964; Abdalla, 1970
F_1	SF-форма	—	Совместимость у всех растений	Stout, 1952
Самоопыление F_1		—	Самосовместимость и даже гетерозис по этому признаку	Агаджанян, 1981, 1988
б) Скрещивания удаются в обоих направлениях				
Самоопыление F_1		Проявление самосовместимости на уровне SF-формы	Гетерозис по признаку самосовместимости	Феодоров и др., 1967; Гуньков, 1971; Кедров-Зихман, Понятовская, 1977

Примечание. «+» — совместимое сочетание, «—» — несовместимое.

териалом самонесовместимых видов восстанавливается независимость действия S-аллелей.

В связи с этим возникает вопрос: какова природа действия S-аллелей у самосовместимых видов, относящихся к родам, SI-видам которых присуща гаметофитная система несовместимости? Является ли это действие также гаметофитным или такие виды «живут» по нормам спорофитной несовместимости? И хотя Lewis и Crowe (1958) в своих теоретических построениях, касающихся эволюции самосовместимости, а также Abdalla (1970, 1974), рассматривавший характер генетических взаимоотношений между видами, полностью распространяют принцип индивидуального действия S-аллелей на самосовместимые виды, окончательного ответа на этот вопрос мы пока не имеем. Все же некоторые из отмеченных выше особенностей поведения изученных нами гибридов не могут быть объяснены без допущения спорофитного действия этих аллелей в пыльце самосовместимых видов. К подобному заключению пришли и другие авторы (McGuire, Rick, 1954; Crowe, 1955). По предположению K. Pandey (1973), имеется даже зависимость между началом возникновения реакции в пыльце и классом самосовместимости. У видов с более высоким уровнем самосовместимости действие S-аллелей начинается раньше и является более спорофитным, чем у видов менее самосовместимых. Если все обстоит именно так, то неудивительно, например, что пыльца гибридов самосовместимых видов с самонесовместимыми также может обнаруживать (и обнаруживает) премейотическое, спорофитное действие. Это и есть отклонение от принципа независимости действия S-аллелей. Отсюда вытекают и те изменения в функциональной активности этих аллелей в пыльце межвидовых гибридов, о которых шла речь выше.

Имеются также данные, показывающие изменение активности факторов Ga у гибридов между сахарной и лопающейся кукурузой (Emerson, 1934; Schwartz, 1950; Nelson, 1952; Малецкий, 1966; Мирюта, 1971; Подольская, 1981). Хорошо известно, что у лопающейся кукурузы гомозиготы по наиболее сильному (Ga^s) из известных аллелей гаметофитного фактора 4-й хромосомы отторгают пыльцу других подвидов *Zea mays* L. В то же время при переводе Ga^s-аллеля из гомозиготного состояния в любое гетерозиготное (даже в Ga^sGa) растения становятся способными воспринимать пыльцу с наиболее слабым ga-аллелем. Это, бесспорно, означает, что подобно S_i- и S_f-аллелям S-гена ни один активный гаметофитный ген в пестике в одинарной дозе полностью не проявляет себя. Гетерозиготы Ga^sGa, Ga^sGa^m, $GaGa^m$ и т. д. ослабляют свою ингибирующую функцию по сравнению с гомозиготой по более сильному из соответствующей пары аллелю, что свидетельствует о том, что у видов, перекрестное размножение которых определяется гаметофитными факторами, аллеломорфы Ga-локуса по крайней мере в пестике «работают» не на основе принципа независимого действия.

Наша схема выведения SC непосредственно из SF в значительной мере основывается и на данных анализа растений F_2 у гибридов между SC *Lycopersicon esculentum*, с одной стороны, и SF *L. hirsutum* f. *glabratum* и *L. pennellii* — с другой (Агаджанян, 1980, 1982, 1988). Эксперименты показывают, что у этих гетерозигот (S_fS_c) выщепляется определенное количество самосовместимых гомозигот Sc. Между тем, согласно схеме индивидуального действия S-аллелей, самоопыление гетерозигот S_fS_c приводит к образованию только 2 генотипов — S_fS_f и S_fS_c. Примечательно, что в потомстве этих гетерозигот доля высокосамосовместимых S_cS_c-генотипов возрастает при опылении малыми количествами пыльцы, поскольку пыльца S_c, которая в нормальных условиях не очень конкурентоспособна с пыльцой S_f, становится достаточно функциональной при таком пыльцевом режиме, т. е. при уменьшении интенсивности конкуренции (Агаджанян, 1985, 1987а, 1988, 1989). Поэтому в условиях обычного принудительного самоопыления (цветки просто берутся под изоляторы) получается больше гомозигот S_c, чем при свободном опылении. Так, согласно комбинации SC *L. esculentum* ♀× SF *L. hirsutum* f. *glabratum* ♂ в F_2, в 1-м варианте опыления из 25 растений предположительно 6 имели S_cS_c-генотип, в то время как из 22 растений 2-го варианта — только 1.

Вместе с тем надо сказать, что для гипотезы нивелирующего эффекта неважно, с какой частотой возникают S_cS_c-генотипы в потомстве гетерозигот S_fS_c. Принципиальное значение имеет сама возможность получения гомозигот SC, причем независимо от способа размножения — спонтанного самоопыления или перекрестного опыления, избыточного или ограниченного. Важно, что такие гетерозиготы вообще могут дать S_cS_c. Это означает, что стадия Sc′ в эволюции самосовместимости не обязательна, т. е. между ступенькой SF, представляющей собой 1-й этап перехода от самонесовместимости к самосовместимости, и ступенькой SC, являющейся конечной стадией самосовместимости, отсутствует какое-либо промежуточное качественное состояние автофертильности. Следовательно, хотя, судя по всему, генетическая дистанция между SF и SC выражена сильнее, чем между SF и SI, тем не менее она не столь велика, чтобы следовало ее заполнять гипотетической промежуточной стадией. Вполне вероятно, что гетерозиготы S_fS_c в результате частичного нарушения ингибирующей функции S_f-аллеля в пестике и некоторого усиления активности S_c-аллеля в пыльце могут привести к образованию типичных самосовместимых видов (S_cS_c). Это отнюдь не означает, что эволюция от самонесовместимости к самосовместимости осуществляется всего в 2 этапа. Для перехода от самонесовместимости к полной самосовместимости необходимы постепенные эволюционные преобразования (Stebbins, 1957). Вероятно, этапы эволюции систем размножения можно представить в такой последовательности: межгаметная самонесовместимость → самонесовместимость типа пыльца—пестик → криптическая самонесовместимость → промежуточная самосовместимость (SF) → типичная самосовместимость (SC).

В пользу представления о том, что при становлении полной самосовместимости эволюция принципиально могла обойтись без гипотетической стадии Sc′, свидетельствует, как нам думается, и следующее обстоятельство. Пестики с S_f-аллелями подавляют пыльцу S_c современных SC-видов. У этих видов в процессе эволюции создался свой собственный генетический фон, на котором S_c-аллель проявляет высокую самосовместимость. Вообще трудно себе представить, чтобы в результате одного только акта мутации S_i-аллеля в S_f, а S_f-аллеля в S_c внезапно возникал признак самофертильности такой силы развития, какую мы видим у современных SF- и SC-видов. Только по прошествии длительного времени в процессе естественного отбора накапливаются соответствующие гены-модификаторы, которые усиливают действие S_f- и S_c-аллелей. Поэтому многие авторы справедливо считают, что в контроле самонесовместимости и односторонней несовместимости, кроме S-олигогенов, участвует большое число полигенов. Так вот, к началу эволюции самосовместимости SC-типа S_c-аллели действовали еще на генетическом фоне SF-видов. По этой причине подавление пыльцы S_c в пестиках S_fS_f если и не отсутствовало, то во всяком случае было не таким жестким, как теперь. Только после совершенствования самосовместимости путем накопления соответствующих фоновых генов в результате длительной эволюции устанавливается односторонняя несовместимость между новой SC-формой и порождающей ее SF-формой. О том, что становление полной самосовместимости — это долгий исторический процесс, протекающий, по всей вероятности, на основе слабых форм инцухта, свидетельствуют широко известные факты инбредной депрессии по репродуктивной способности растений, особенно при интенсивном инбридинге. Данные подобного рода получены и в наших исследованиях. Например, у *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*, инцухтированного в течение 4 поколений, инбредная депрессия наряду с такими признаками, как всхожесть семян, темпы развития, мощность роста, отмечена и по автофертильности, и по общей продуктивности. Важно отметить, что инцухт-депрессия усиливается из поколения в поколение. Представляется любопытным в связи с этим тот факт, что в 1-м инбредном поколении (I_1) происходят даже некоторое увеличение завязываемости плодов при самоопылении и усиление плодообразования в условиях свободного опыления (табл. 2).

Инцухт-депрессия обнаруживается и в ряду поколений гибридов SF *L. hirsutum* f. *glabratum* ♀ × SI *L. hirsutum* f. *glabratum* ♂ (табл. 3). Снижение автофертильности и продуктивности как следствие гомозиготизации и нарушения сбалансированности геномов здесь прослеживается очень четко. Теоретически самосовместимыми, например, должны были быть все растения F_2, полученные от самоопыления автофертильных растений F_1, однако реально такими оказались лишь 33 из 126. Все растения F_3 от самоопыления F_2 также должны были быть

ТАБЛИЦА 2

Влияние инбридинга на автофертильность и продуктивность *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum*

Поколение	Результат искусственного самоопыления				Продуктивность в условиях свободного опыления	
	завязываемость плодов, %	число семян на 1 плод	число семян на 1 цветок	число плодов на 1 растение	число семян на 1 плод	примерное число семян на 1 растение (в пересчете)
P	41.7±16.4	23.6±4.9	7.8±3.7	173.6±42.2	41.0±5.1	7118
I_1	45.8±14.8	19.0±6.8	8.8±4.3	226.8±77.1	27.0±3.1	6124
I_2	34.6±11.6	15.7±3.4	5.5±2.0	85.5±20.5	32.2±4.2	2753
I_3	19.0±4.5	14.5±3.3	2.9±1.0	50.1±17.9	24.0±5.4	1202
I_4	5.7±3.0	7.1±1.4	0.4±0.2	28.9±10.1	41.3±5.4	1194

ТАБЛИЦА 3

Характеристика гибридных растений F_1—F_3 *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* × × *L. hirsutum* f. *hirsutum* по автофертильности и продуктивности

Поколение	Число растений (из них автофертильных)	Число плодов на 1 растение при свободном опылении
F_1	22(22)	233.9±50.5
F_2	126(33)	50.1±12.2
F_3	40(0)	20.9±14.0

самофертильными. На самом деле ни одно из этих растений не проявило реакции самосовместимости. Очевидно, что вследствие инбредной депрессии потенциальная самофертильность не реализовалась.

Сильная инбредная депрессия отмечается даже у гибридов между 2 самосовместимыми видами. Так, если в F_1 гибридов между SC *L. esculentum* и SF *L. hirsutum* f. *glabratum* число плодов на 1 растение составило 245, то в F_3 — только 32. Точно так же, если в F_1 этих гибридов все растения были автофертильными, в F_3 реакцию самосовместимости проявили только 12 из 45, т. е. 27%.

Интересны в связи с этим данные (Юлен, 1955; Квасова, Шумный, 1983; Панин, Рыбак, 1983), показывающие, что проведение глубоких поколений инбридинга возможно лишь у растений с достаточно хорошо выраженной самосовместимостью. Следовательно, только после длительного процесса поступательного развития систем размножения и установления в конечном счете самосовместимости SC-типа инцухтирование не будет сопровождаться снижением жизнеспособности и плодовитости растений (или оно окажется очень незначительным).

Нетрудно видеть, что эти данные наряду с приведенными выше одновременно указывают на то, что принцип индивидуального действия S-аллелей не реализуется ни у SF-формы, ни у ее гибридов с SI- и SC-формами.

SC-виды находятся на верхней ступеньке эволюции самосовместимости и являются филогенетически наиболее молодыми. Значит ли это, однако, что эволюционное изменение самосовместимости на этом завершается? Или возможен дальнейший ее скачок? Может быть, вслед за стадией самосовместимости SC сразу же идет развитие апомиктического способа размножения? Такая последовательность в смене систем воспроизведения цветковых растений, должно быть, соответствует общим эволюционным тенденциям — неуклонному сокращению жизненного цикла и повышению семенной продуктивности растений. Логическая связь между этими способами размножения подтверждается и тем обстоятельством, что как самосовместимость, так и апомиксис, по мнению многих авторов, распространены преимущественно в филогенетически молодых и прогрессивных систематических группах цветковых растений. С этой точки зрения заслуживает серьезного внимания концепция С. С. Хохлова (1967, 1970) и других авторов, согласно которой апомиксис является закономерным и прогрессивным явлением в эволюции. Самостоятельная эволюционная перспектива апомиксиса особенно значительна в экстремальных условиях. Отметим также точку зрения А. Мюнтцинга (1967) и других авторов, утверждавших, что только частичный апомиксис, при котором часть потомства образуется половым путем, имеет эволюционное значение. Полный же апомиксис, который, по их мнению, дает только непосредственные преимущества, представляет собой эволюционный тупик.

Мы рассмотрели некоторые вопросы, связанные с возникновением и становлением самосовместимости у покрытосеменных путем последовательных генных мутаций в S-локусе на общем фоне эволюции жизненных форм и жизненного цикла растений. Сделана попытка показать, как самосовместимость могла установиться в результате 2-ступенчатой мутации S-гена (в отличие от модели Lewis и Crowe, согласно которой переход от типичной самонесовместимости к типичной самосовместимости осуществляется в результате 3-ступенчатой мутации этого гена). Генные мутации S-локуса сопровождаются весьма существенным качественным преобразованием самонесовместимости—самосовместимости. Следует отметить, что это — хотя и самый мощный, но не единственный путь изменения самонесовместимости. Из числа факторов, в той или иной мере влияющих на самонесовместимость, упомянем геномные мутации и количество пыльцы. Роль количества пыльцы обсуждалась нами ранее (Агаджанян, 1987), показано большое значение этого фактора как регулятора уровня самонесовместимости—самосовместимости в ареале природного вида и у энтомофильных растений в культуре в условиях недостатка опылителей. Влияние же полиплоидии на самонесовместимость требует отдельного рассмотрения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаджанян А. М. Изменение активности S-аллелей в пыльце межвидовых гибридов томата // Биол. журн. Армении. 1978. Т. 31. № 12. С. 1246—1253. — *Агаджанян А. М.* Скрещивания между разными поколениями межвидовых гибридов томата // Биол. журн. Армении. 1979. Т. 32. № 1. С. 81—84. — *Агаджанян А. М.* Изменение активности S-аллелей в пестике межвидовых гибридов томата // Генетика. 1980. Т. 16. № 3. С. 493—500. — *Агаджанян А. М.* Характеристика внутривидовых гибридов *Lycopersicon hirsutum* // Биол. журн. Армении. 1981. Т. 34. № 2. С. 193—198. — *Агаджанян А. М.* Гибриды *Lycopersicon esculentum* Mill. × *Solanum pennellii* Corr. // Биол. журн. Армении. 1982. Т. 35. № 7. С. 551—558. — *Агаджанян А. М.* Поведение гибридов цветковых растений в связи с системами воспроизведения родительских форм // Биол. журн. Армении. 1985. Т. 38. № 2. С. 134—143. — *Агаджанян А. М.* Лонгистилия и самонесовместимость у томатов // Биол. журн. Армении. 1986. Т. 39. № 2. С. 138—146. — *Агаджанян А. М.* Количество пыльцы как регулятор уровня самофертильности и степени развития пола у гермафродитных видов растений // Усп. совр. биол. 1987а. Т. 103. № 2. С. 298—313. — *Агаджанян А. М.* Характер фенотипической изменчивости в последовательных поколениях гибридов самосовместимых видов *Lycopersicon* и *L. pimpinellifolium* с самонесовместимым *L. hirsutum* // Биол. журн. Армении. 1987б. Т. 40. № 11. С. 902—910. — *Агаджанян А. М.* Концепция полового размножения растений в связи с генетикой несовместимости томатов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван, 1988. 37 с. — *Агаджанян А. М.* Наследование самосовместимости у гибридов культурного томата с автофертильными и автостерильными растениями *Lycopersicon hirsutum* f. *glabratum* // Генетика. 1989. Т. 25. № 2. С. 310—319. — *Брюбейкер Дж. Л.* Сельскохозяйственная генетика. М.: Колос, 1966. 224 с. — *Гуньков Ю. П.* Изучение некоторых вопросов несовместимости у ржи (*Secale cereale* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1971. 31 с. — *Квасова Э. В., Шумный В. К.* Полиморфизм растений люцерны по признакам системы размножения // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. науки. 1983. Т. 3. № 15. С. 94—99. — *Кедров-Зихман О. О., Понятовская Л. И.* Способ повышения самофертильности исходного материала в селекции гомозиготных линий // ДАН АН БССР. 1977. Т. 21. № 10. С. 949—951. — *Коваленко В. И., Шумный В. К., Негматов М. Н.*, *Атаев И. А.* Генетико-эволюционные аспекты систем размножения у энтомофильных видов (гречиха, хлопчатник, эспарцет, люцерна) // Генетико-эволюционные аспекты систем размножения у энтомофильных видов растений. Душанбе: Дониш, 1987. С. 21—26. — *Комфорт А.* Биология старения. М.: Мир, 1967. 398 с. — *Леопольд А.* Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 495 с. — *Малецкий С. И.* Генетические исследования по селективному оплодотворению у кукурузы // Генетика. 1966. Т. 2. № 8. С. 126—135. — *Малиновский А. А.* Биология человека. М.: Знание, 1973. 64 с. — *Мирюта О. К.* Новый аллель гаметофитного гена четвертой хромосомы кукурузы Ga$^{s}_{1}$ // Генетика. 1971. Т. 7. № 6. С. 31—38. — *Мюнтцинг А.* Генетика: общая и прикладная. М.: Мир, 1967. 610 с. — *Палилов А. И.* Многократный гетерозис. Минск: Наука и техника, 1976. 160 с. — *Палилов А. И., Хотылева Л. В., Савченко А. П.* и др. Полиморфизм растений по степени перекрестноопыляемости. Минск: Наука и техника, 1981. 248 с. — *Панин В. А., Рыбак Д. А.* К вопросу о наследовании самофертильности у свеклы при последовательном инбридинге // С.-х. биология. 1983. № 2. С. 51—54. — *Первухина Н. В.* Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 171 с. — *Перри Д. Р.* Древесный полог тропического дождевого леса // В мире науки. 1985. № 1. С. 48—57. — *Подольская А. П.* Генетический анализ перекрестной несовместимости у кукурузы // Генетика. 1981. Т. 17. № 10. С. 1824—1831. — *Пономарев А. Н., Демьянова Е. И.* Абиотическое опыление // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5(1). С. 68—73. — *Смит Дж. М.* Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 272 с. — *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд. ЛГУ, 1954. 214 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение покрытосеменных растений. М.: Высшая школа, 1961. 134 с. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 612 с. — *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с. — *Турбин Н. В.* Генетические основы гетерозиса // Гетерозис: Наука и практика. Л.: Колос, 1968. С. 46—86. — *Турбин Н. В.* Генетика гетерозиса и методы селекции растений на комбинационную способность // Генетические основы селекции растений. М.: Наука, 1971. С. 112—154. — *Федоров В. С., Смирнов В. Г., Соснихина С. П.* Генетика ржи (*Secale cereale* L.). Сообщ. V. О наследовании признака автофертильности у диплоидной ржи // Генетика. 1967. Т. 3. № 3. С. 23—28. — *Хохлов С. С.* Апомиксис: классификация и распространение у покрытосеменных растений // Усп. совр. генет. М.: Наука, 1967. С. 43—91. — *Хохлов С. С.* Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970. С. 7—21. — *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 452 с. — *Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 494 с. — *Юлен Г.* Инбридинг трав // Сфалефская селекционная станция (Швеция), 1886—1946 гг. М.: ИЛ, 1955. С. 202—226. — *Abdalla M. M. F.* Inbreeding, heterosis, fertility, plasmon differentiation and phytophtora resistance in *Solanum verrucosum* Schlechtd. and some interspecific crosses in *Solanum* // Agric. Res. Rep. 1970. 213 p. — *Abdalla M. M. F.* Unilateral incompatibility in plant species: analyses and implications // Egypt. J. Genet. Cytol. 1974. Vol. 3. N 1. P. 133—154. — *Baker H. G.* The evolution, functioning and breakdown of heteromorphic incompatibility systems. 1. The *Plumbaginaceae* // Evolution. 1966. Vol. 20. N 3. P. 349—368. — *Bateman A. J.* Self-incompatibility systems in angiosperms. 1. Theory // Heredity. 1952. Vol. 6. N 3. P. 285—310. — *Bateman A. J.* Cryptic self-incompatibility in the wallflower: *Cheiranthus cheiri* L. // Heredity. 1956. Vol. 10. N 2. P. 257—261. — *Charlesworth D., Charlesworth B.* The evolutionary genetics of sexual systems of flowering plants // Proc. Roy. Soc. (London). 1979. Vol. B205. P. 513—530. — *Crosby J. L.* Selection of an unfavourable gene complex // Evolution. 1949. N 3. P. 212—230. — *Crowe L. K.* The evolution of incompatibility in species of *Oenothera* // Heredity. 1955. Vol. 9. N 3. P. 293—322. — *Crowe L. K.* The evolution of outbreeding in plants. 1. The angiosperms // Heredity. 1964. Vol. 19. N 3. P. 435—457. — *East E. M., Mangelsdorf A. J.* A new interpretation of the hereditary behavior of self-sterile plants // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1925. Vol. 11. N 2. P. 166—171. — *Emerson R. A.* Relation of the differential fertilization genes, Ga ga, to certain other genes of the Sü—Tu linkage group of maize // Genetics. 1934. Vol. 19. N 2. C. 137—156. — *Grant V.* The regulation of recombination in plants (Cold Spring Harbor symp.) // Quant. Biol. 1958. Vol. 23. P. 337—363. — *Hardon J. J.* Unilateral incompatibility between *Solanum pennellii* and *Lycopersicon esculentum* // Genetics. 1967. Vol. 57. N 4. P. 795—808. — *Levin D. A.* The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants // Taxon. 1971. N 20(1). P. 91—113. — *Lewis D.* Genetics in plant breeding // Brookhaven symposia in quantitative biology. 1956. N 9. P. 89—100. — *Lewis D., Crowe L. K.* Unilateral interspecific incompatibility in flowering plants // Heredity.

1958. Vol. 12. N 2. P. 233—258. — *Martin F. W.* The inheritance of self-incompatibility in hybrids of *Lycopersicon* Mill. × *L. chilense* Dun. // Genetics. 1961. Vol. 46. P. 1443—1454. — *Martin F. W.* The inheritance of unilateral incompatibility in *Lycopersicon hirsutum* // Genetics. 1964. Vol. 50. N 3. P. 459—469. — *McGuire D. C., Rick C. M.* Self-incompatibility in species of *Lycopersicon* sect. *Eriopersicon* and hybrids with *L. esculentum* // Hilgardia. 1954. Vol. 23. N 4. P. 101—124. — *Nelson O. E.* Non-reciprocal cross-sterility in maize // Genetics. 1952. Vol. 37. N 2. P. 101—124. — *De Nettancourt D.* Incompatibility // Cell. Interact. Berlin etc., 1984. P. 624—639. — *Pandey K. K.* Incompatibility in autotetraploid *Trifolium pratense* // Genetics. 1956. Vol. 41. P. 353—366. — *Pandey K. K.* Compatibility relationships in flowering plants: role of the S-gene complex // Amer. Nat. 1968. Vol. 102. N 927. P. 475—489. — *Pandey K. K.* Phases in the S-gene expression and S-allele interaction in the control of interspecific compatibility // Heredity. 1973. Vol. 31. N 3. P. 381—400. — *Schwartz D.* The analysis of a case of cross-sterility in maize // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1950. Vol. 36. N 12. P. 719—724. — *Stebbins G. L.* Variation and evolution in plants. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1950. 643 p. — *Stebbins G. L.* Self-fertilization and population variability in the higher plants // Amer. Nat. 1957. Vol. 91. N 861. P. 337—354. — *Stout A. B.* Reproduction in *Petunia* // Tor. Bot. Club Mem. 1952. Vol. 20. N 3. P. 1—202. — *Whitehouse H. L. K.* Multiple-allelomorph incompatibility of pollen and style in the evolution of the angiosperms // Ann. Bot. 1950. Vol. 14. N 54. P. 198—216.

Армянский научно-исследовательский
институт земледелия
Эчмиадзин

Получено 8 II 1990

SUMMARY

The significance of self-compatibility for short- and longlived plants has been shown. A new hypothesis of the evolution of self-compatibility and of the origin of autofertile species in flowering plants has been substantiated. It is supposed that during the rise and formation of the full self-compatibility, the evolution needed only two mutations in S-locus (the locus of incompatibility). The critical discussion of the hypothesis of Lewis and Crowe is given, according to which the transition from typical self-incompatibility to typical self-compatibility is realized through three-stepped mutation of the S-gene.

УДК 582.683.2 : 581.8

© 1992

И. И. Халилов, В. И. Трифонова

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЧЕРЕШКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*) В СВЯЗИ С ЕГО СИСТЕМАТИКОЙ И ФИЛОГЕНИЕЙ

I. I. KHALILOV, V. I. TRIFONOVA. THE COMPARATIVE ANATOMICAL INVESTIGATION OF THE PETIOLE IN REPRESENTATIVES OF THE GENUS *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*) IN CONNECTION WITH ITS SYSTEMATICS AND PHYLOGENY

Приведены результаты сравнительно-анатомического исследования черешка 19 видов рода *Crambe* (катран) — представителей 6 секций из 7 нами принимаемых. Выявлены диагностическое значение ряда анатомических признаков структуры черешка и возможность их применения для выяснения некоторых спорных вопросов систематики и филогении. Все исследованные нами виды по строению черешка распадаются на 6 групп. Из 4 олиготипных секций рода *Crambe* полностью однородными оказались только 2 — *Leptocrambe* и *Dendrocrambe*, 2 другие — *Crambe* и *Orientecrambe* — распадаются каждая на 2 группы. Монотипные секции *Flavocrambe* и *Astrocrambe* по строению черешка почти полностью идентичны подсекциям *Junceae* и *Orientecrambe* (секция *Orientecrambe*) соответственно.

В настоящее время в роде *Crambe* L. насчитывается около 40 видов, довольно широко распространенных в Евразии и Африке. Среди катранов немало видов, имеющих обширный ареал, а также узколокализованных, эндемичных для небольших ограниченных территорий. Род характеризуется широкой экологической амплитудой. Катраны можно встретить по берегам морей и на высокогорьях, где отдельные виды, такие как *C. kotschyana* Boiss., обитают на высоте до 4000 м над ур. м. Растут катраны также на открытых степных пространствах и в пустынях, на горных лугах и пастбищах, под пологом деревьев и кустарников, встречаются и среди культурных посевов как сорняки.

Crambe — однолетние и многолетние травы, полукустарники и кустарники с одиночными или ветвистыми стеблями и, как правило, с крупными цельными или рассеченными листьями. Цветки у катранов четырехмерные, типичные для крестоцветных, плоды же — двучленные стручочки — отличаются разнообразием форм и размеров.

Систематика рода разработана недостаточно, и до последнего времени использовалась в основном система, предложенная еще A. P. De Candolle (1821, 1824). Известный французский ботаник, основываясь на форме нижнего членика стручочка плода, разделил все известные ему виды катранов на 3 секции — *Leptocrambe* DC., *Dendrocrambe* DC. и *Sarcocrambe* DC. Большинство ботаников приняли систему De Candolle (Boissier, 1867; Буш, 1910; Schulz, 1919; Черняковская, 1939; Гроссгейм, 1950; и др.). Лишь в 1953 г. E. R. Sventenius описал еще 1 секцию — *Rhipocrambe*, к которой отнес *C. scoparia* Svent. — полукустарник с Канарских о-вов. Один из авторов этой статьи — И. И. Халилов (Халилов, Архангельский, 1991; Халилов, 1991а, б), критически пересмотрев виды рода, число которых со времен De Candolle (1824) возросло более чем в 3 раза, и применив наряду с классическими методами данные палинологического анализа, выделил 3 новые секции — *Orientecrambe*, *Flavocrambe* и *Astrocrambe*.

Однако для уточнения состава рода, оценки таксономического положения отдельных внутриродовых групп и выяснения взаимоотношений между ними необходимо его всестороннее изучение. Разнообразие форм листьев катранов навело нас на мысль о том, что строение черешка может стать дополнительным признаком при решении этих вопросов.

Было исследовано 19 видов рода *Crambe* — представителей 6 секций из 7 нами принимаемых. К сожалению, не удалось получить гербарий *C. scoparia* Svent. — представителя монотипной секции *Rhipocrambe*.

Материалом для исследования послужили гербарные образцы, хранящиеся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и гербариях других стран (BM, K, E, W), а также гербарные образцы, собранные И. И. Халиловым во время экспедиционных поездок. Срезы были обработаны по методике, описанной ранее (Трифонова, 1977). Для получения сопоставимого материала мы делали срезы в средней части черешка 3-го снизу листа. Контролем служила серия срезов, сделанных по всей длине черешка. В ряде случаев определение формы среза было осложнено из-за усыхания и деформации образца, наступивших в результате длительного хранения его в гербарии.

Черешки представителей рода *Crambe* почти не изучены. Лишь в работе L. Petit (1887) дано краткое описание строения черешков 2 видов — *C. maritima* L., *C. cordifolia* Stev. и приведен рисунок *C. maritima*. Позднее C. R. Metcalfe, L. Chalk (1950) также привели рисунок *C. maritima*. Этим ограничиваются работы, посвященные исследованию анатомического строения черешка рода *Crambe*.

Представители этого рода имеют желобчатые черешки, голые или опушенные разнообразными по форме и размерам волосками. На поперечном срезе черешки в очертании трех-, пяти-, реже — многоугольные. В центре черешка у ряда видов наблюдаются полости, образованные в результате разрушения тонкостенных клеток сердцевинной паренхимы. Под эпидермой, форма и размеры клеток которой в ряде случаев служат для характеристики секции, как правило, располагаются 1—2 слоя колленхимы. В ребрах число слоев колленхимы значительно возрастает. Ассимиляционная ткань в виде прерывистого тяжа присутствует у всех видов. Проводящая система представлена коллатеральными проводящими пучками, расположенными по дуге, реже — многочисленными проводящими пучками, разбросанными по всему черешку. Проводящие пучки 2 типов — простые (элементарные) и синтетические. Синтетический пучок состоит из 2—6 простых проводящих пучков, расположенных веерообразно или по кругу и разделенных лучами из механической ткани. Простые проводящие пучки характерны для секции *Leptocrambe*, представленной однолетними видами. У всех остальных катранов — двулетников и многолетников наряду с простыми проводящими пучками имеются и многочисленные синтетические. Механическая ткань, армирующая проводящие пучки, — колленхима или одревесневшая паренхима. Первая располагается в виде «шапочек» над флоэмой и под эпидермой, вторая — в виде тяжа ковнутри от ксилемы проводящего пучка или окружает его со всех сторон. Основная неодревесневшая паренхима состоит из некрупных, тонкостенных клеток с межклетниками, размер которых увеличивается по направлению к центру.

Секция *Leptocrambe* DC.

К этой небольшой секции, состоящей из 6 видов, относятся однолетние травы, бóльшая часть которых распространена в Северной и Центральной Африке. Лишь 2 вида — *C. hispanica* L. и *C. filiformis* Jacq. — встречаются также и в Южной Европе, а *C. hispanica* L. доходит до Азии, 2 других — *C. abyssinica* Hochst. и *C. kilimandscharica* O. E. Schulz — единственные виды этого рода, встре-

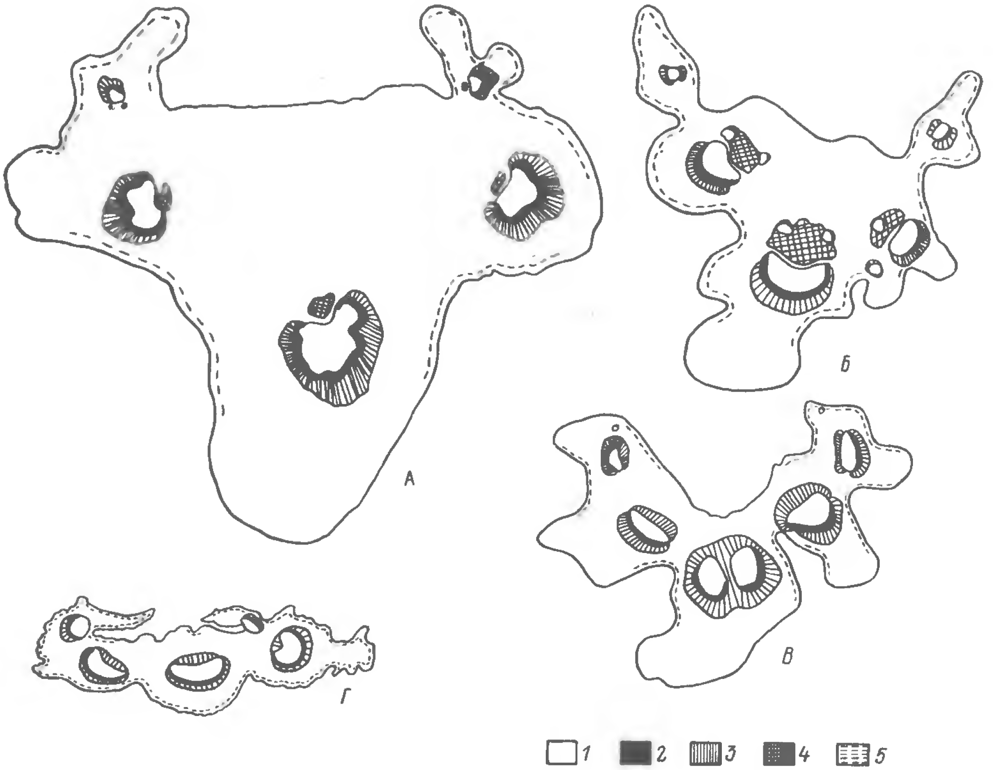


Рис. 1. Строение черешка некоторых представителей рода *Crambe* секции *Leptocrambe*.

А — *C. hispanica*; *Б* — *C. filiformis*; *В* — *C. kilimandscharica*; *Г* — *C. abyssinica*. *1* — ксилема, *2* — флоэма, *3* — колленхима, *4* — одревесневшая паренхима, *5* — ассимиляционная ткань (здесь и на рис. 2—4).

чающиеся в Южном полушарии, где они обитают в горных районах Танзании, Кении и Уганды.

Черешки исследованных нами 4 видов в очертании трех-, пятиугольные, с ясно выраженными ребрами в месте прохождения проводящих пучков и с выемкой на адаксиальной стороне. Эпидерма состоит из округлых или сосочковидных клеток.

Субэпидермальная колленхима состоит из 1 слоя, лишь в ребрах число слоев увеличивается до 2—6. Ассимиляционная ткань присутствует у всех видов. Проводящих пучков 3—5 (7) простых, слабо армированных механической тканью в виде «шапочек» из колленхимы над флоэмой и тяжа из обычно одревесневшей паренхимы ковнутри от ксилемы проводящего пучка. Иногда центральный пучок состоит из 2—3 неясных отдельных пучков. Виды отличаются друг от друга формой поперечного среза, числом и расположением проводящих пучков, формой эпидермальных клеток и степенью развития субэпидермальной колленхимы и механической ткани, армирующей проводящий пучок.

Crambe hispanica L. (рис. 1, *А*). Черешок опушен простыми короткими волосками. Поперечный срез имеет форму более или менее равностороннего треугольника с хорошо выраженными ребрами в месте прохождения крупных проводящих пучков и с небольшими латеральными выростами на адаксиальной стороне черешка. Эпидерма состоит из некрупных округлых клеток, в ребрах появляется слой субэпидермальной колленхимы. Проводящих пучков 3 (5—7), из них 3 крупных (1 медианный и 2 латеральных) и 1—2 пары более мелких, расположенных на периферии от крупных латеральных пучков. В крупных проводящих пучках намечается как бы 2—3 отдельных пучка. Механическая ткань, окружающая проводящие пучки, развита слабо и представлена «шапочками» из колленхимы над флоэмой и небольшими тяжами из одревесневшей паренхимы внутрь от ксилемы. Хорошо развитая основная паренхима состоит из крупных округлых клеток.

Изученный образец. Persia: W, 1951, N 6423. Jacobs (BM).

C. filiformis Jacq. (рис. 1, *Б*). Черешок опушен простыми короткими волосками, в очертании треугольный, с сильно извилистыми стенками и более крупными, чем у предыдущего вида, латеральными выростами на адаксиальной стороне. Эпидерма, расположенная на абаксиальной стороне черешка, состоит из некрупных округлых клеток с утолщенными наружными стенками, а на адаксиальной стороне — из более крупных сосочковидных клеток с менее утолщенными наружными стенками. Между эпидермой и ассимиляционной тканью наблюдается слой субэпидермальной колленхимы, в ребрах число ее слоев увеличивается до 5—6. Проводящих пучков 3 (5—7), из них 3 крупных и 1—2 пары более мелких, расположенных между медианными и латеральными пучками и к периферии от них; кроме того, присутствует еще 5—6 маленьких проводящих пучков, направленных ковнутри от крупных пучков.

В черешках *C. filiformis* наблюдается более сильная склеренхиматизация, чем у остальных исследованных нами видов. Это нашло свое выражение в увеличении слоев механической ткани, расположенной внутрь от ксилемы, постепенном одревеснении «шапочки» над флоэмой проводящих пучков и в более сильном развитии субэпидермальной колленхимы, заполняющей все пространство ребер.

Изученный образец. Hispania, 5 V 1965, N 7141, W. Greuter (K).

C. kilimandscharica O. E. Schulz (рис. 1, *В*). Черешок опушен простыми короткими волосками, в очертании треугольный, с глубокой выемкой на адаксиальной стороне и сильно развитыми ребрами в месте прохождения крупных проводящих пучков. Эпидерма по форме клеток и их размерам различна на адаксиальной и абаксиальной сторонах черешка. На адаксиальной стороне она более мелкоклеточная и с более выпуклыми наружными стенками, чем на абаксиальной. Субэпидермальная колленхима хорошо развита и представлена в ребрах 3—4 слоями. Крупных проводящих пучков — 5, маленьких — 1 пара, расположенных по периферии от них. Крупный медианный пучок состоит из 2 простых пучков.

Изученный образец. Kilimandscharo, 1800 m, 14 XII 1933, N 4332, H. J. Schlieben (K).

C. abyssinica Hochst. (рис. 1, *Г*). Черешок в очертании пятиугольный, с глубокой выемкой на адаксиальной стороне, опушен простыми короткими волосками. Более точно определить форму черешка оказалось невозможным из-за деформации, наступившей в результате длительного хранения. По строению черешка этот вид почти идентичен предыдущему.

Изученные образцы. 1) Abyssinie, 1853, N 513, Schimper (E); 2) iter Abyssinieum, 1844, N 1240, Schimper (E).

Секция *Dendrocrambe* DC.

Представители этой немногочисленной секции, насчитывающей всего 6 видов, — многолетние кустарники и полукустарники, распространенные на Канарских о-вах и на о-ве Мадейра. По форме и строению черешка исследованные нами 3 вида представляют собой однотипную группу, в пределах которой отдельные виды различаются незначительно. Черешки в очертании неправильно широкоовальные, с более или менее выраженными выростами в месте прохождения крупных проводящих пучков. Эпидерма состоит из мелких округлых клеток со слабоутолщенными наружными стенками. Субэпидермальная колленхима наблю-

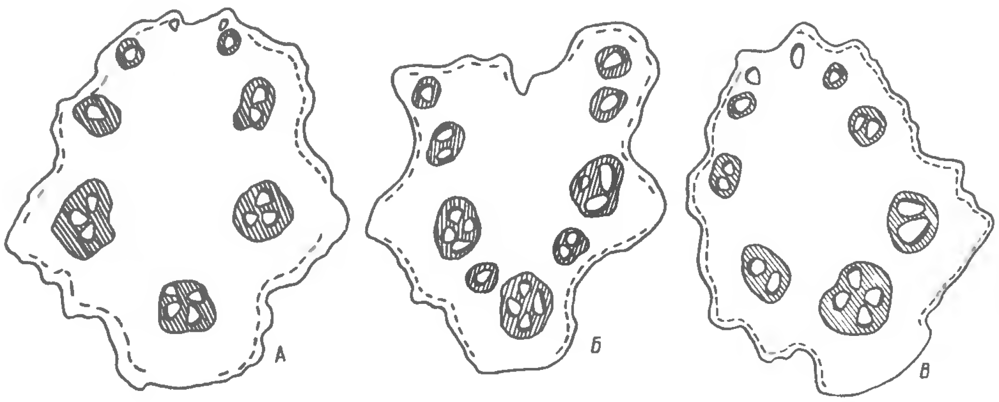


Рис. 2. Строение черешка некоторых представителей рода *Crambe* секции *Dendrocrambe*.
А — *C. laevigata*; *Б* — *C. strigosa*; *В* — *C. fruticosa*.

дается только в ребрах, где насчитывается, как правило, 1—2 ее слоя. Ассимиляционная ткань в виде прерывистого тяжа присутствует у всех видов. Проводящие пучки (9) расположены по дуге, из них 3—5 крупных синтетических и 2 пары значительно мелких простых. Механическая ткань, армирующая проводящие пучки, представлена только колленхимой. Хорошо развитая паренхима состоит из крупных округлых клеток, часто наполненных алейроновыми зернами.

C. laevigata DC. (рис. 2, *А*). Черешок густо опушен простыми короткими волосками, прямыми или с крючочками на концах. Этот вид отличается от 2 других исследованных нами видов секции несколько большей склеренхиматизацией. Среди клеток колленхимы, окружающей проводящие пучки, нередко встречаются отдельные клетки или тяжи одревесневшей паренхимы. Субэпидермальная колленхима состоит из 1 слоя клеток, в ребрах число ее слоев увеличивается до 2—3. Наружные стенки эпидермальных клеток несколько более утолщены, чем у других видов.

Изученный образец. Flora canariensis, 23 V 1933, N 1343, Asplund (K).

C. strigosa L'Her. (рис. 2, *Б*). Черешок опушен простыми короткими волосками. По строению черешка *C. strigosa* почти идентичен предыдущему виду, но отличается от него лишь несколько меньшей склеренхиматизацией; механическая ткань, армирующая проводящие пучки, представлена только колленхимой.

Изученный образец. Canary Islands, Tenerife, 20 V 1969, N 1362, D. Bramwell (BM).

C. fruticosa L. f. (рис. 2, *В*). Черешок густо опушен простыми короткими волосками. По структуре черешок этого вида почти идентичен черешкам обоих предыдущих видов.

Изученный образец. Plants of Madeira, 27 V 1967, N 30, S. Calquist (BM).

Секция *Crambe*

К этой секции относятся многолетние травы, широко распространенные в Европе — от Скандинавии до Кавказа, а также в Средней Азии, Иране и Афганистане. Характерным признаком этой секции является форма стручочка, нижний членик которого толстый, овальный, сжатый, верхний — шаровидный, сильно морщинистый или ребристый.

Исследованные нами виды по форме и строению черешка распадаются на 2 группы, соответствующие подсекциям *Crambe* и *Tatariae*.

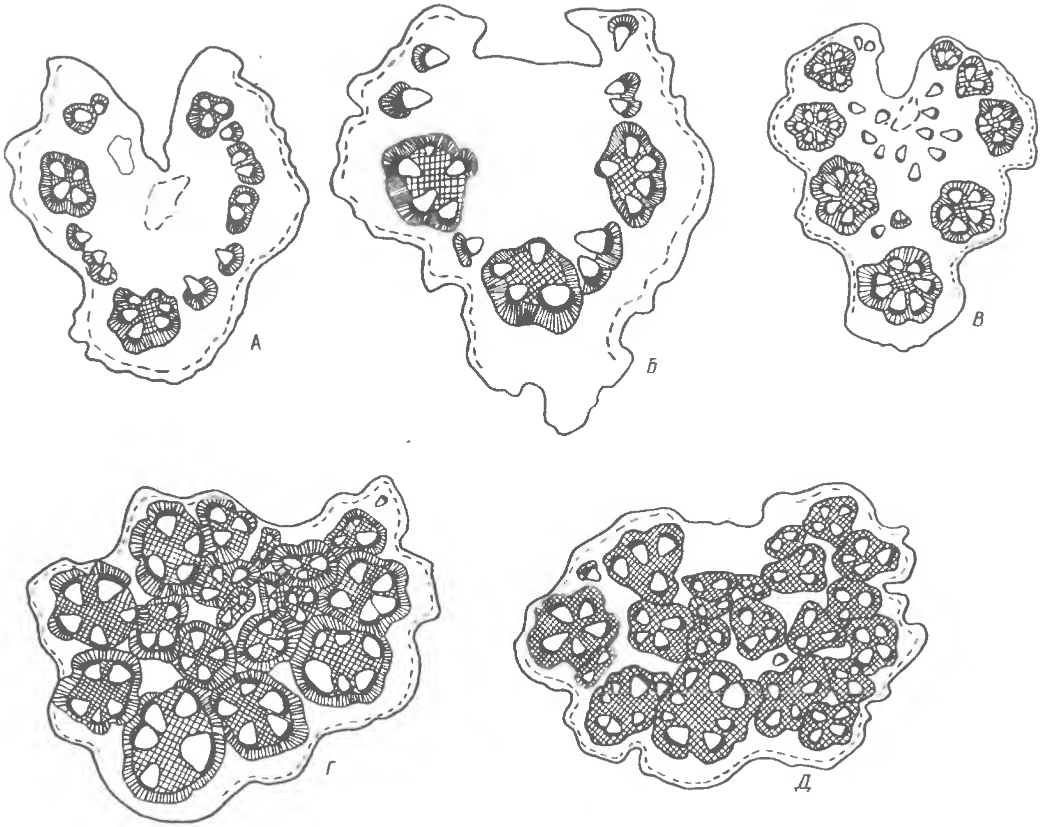


Рис. 3. Строение черешка некоторых представителей рода *Crambe* секции *Crambe*.
А — С. maritima; Б — С. kotschyana; В — С. koktebelica; Г — С. tataria; Д — С. grandiflora.

Подсекция Crambe

Верхний членик стручочка гладкий или бугорчато-морщинистый, не четырехгранный.

Виды, относимые к этой подсекции, характеризуются черешками округло-пятиугольными, слегка вытянутыми в абаксиально-адаксиальном направлении. Эпидерма состоит из некрупных округлых клеток, подстилающая ее колленхима хорошо развита главным образом только в ребрах (1—3 слоя). Ассимиляционная ткань в виде прерывистого тяжа присутствует у всех видов. Число проводящих пучков у большинства колеблется от 9 до 13, из них 3—5 (7) крупных синтетических расположены по дуге, а между ними, по периферии и к центру от них размещаются более мелкие, как правило, простые проводящие пучки. Механическая ткань, армирующая проводящие пучки, представлена колленхимными «шапочками» над флоэмой и тяжами одревесневшей паренхимы ковнутри от ксилемы. Клетки сердцевинной паренхимы часто сжаты и облитерированы.

С. maritima L. (рис. 3, *А*). Черешок голый, крупный, округло-угловатый, с небольшими выступами в месте прохождения крупных проводящих пучков и выемкой на адаксиальной стороне. Субэпидермальная колленхима состоит, как правило, из 1 слоя, в ребрах число ее слоев увеличивается до 2. Проводящих пучков 11—13 и более, из них 3 (5) крупных, синтетических, остальные — простые, более мелкие. Клетки сердцевинной паренхимы часто облитерируются, образуя лакуны и полости.

Наши данные совпадают с описанием, приведенным для этого вида Petit (1887), и рисунком у Metcalfe и Chalk (1950).

Изученные образцы. 1) Jutlandia, 24 V 1974, N 752, L. Halm-Nielsen, S. Jeppesen (E); 2) г. Новороссийск, 8 V 1938, № 102, Е. Коваленко (LE).

C. pinnatifida R. Br. Черешок голый. Этот вид по строению черешка близок к *C. maritima*, отличается от него главным образом большим числом проводящих пучков.

Изученный образец. Анапа, 20 VII 1908, Det. N. A. Busch (LE).

C. kotschyana Boiss. (рис. 3, *Б*). Черешок опушен простыми длинными волосками. По форме и строению черешка этот вид близок к *C. maritima*, отличается от него меньшими размерами черешка, формой выемки и иным числом крупных синтетических пучков.

Изученный образец. Afganistan, 28 III 1945, N 3539. M. Koie (W).

Подобное строение черешка у *C. cordifolia* Stev. (Petit, 1887).

C. koktebelica (Junge) N. Busch (рис. 3, *В*). Черешок густо опушен длинными простыми волосками. Он отличается от черешков остальных исследованных нами видов значительно бóльшим числом крупных синтетических (до 7—8) и наличием мелких простых, разбросанных по всему черешку проводящих пучков.

По строению черешка этот вид занимает промежуточное положение между подсекцией *Crambe* секции *Crambe* и подсекцией *Juncea* секции *Orientecrambe*.

Изученный образец. Крым, п-ов Тарханкут, мыс Прибойный, 26 V 1984, № 1251, Н. Цвелев (LE).

Подсекция Tatariae I. Khalilov

У представителей этой подсекции верхний членик стручочка гладкий или сетчато-морщинистый, четырехгранный. Исследованные нами виды этой подсекции характеризуются округло-многоугольным в очертании черешком, слегка уплощенным в адаксиально-абаксиальном направлении, с небольшой выемкой на адаксиальной стороне. Эпидерма состоит из довольно крупных, слегка тангенциально вытянутых клеток. Подстилает ее кольцо из колленхимы толщиной до 10—12 слоев. Крупных синтетических проводящих пучков много (18—20), причем наиболее крупные расположены по дуге, остальные разбросаны по всему черешку — от сердцевинной до адаксиальной его части. Механическая ткань, армирующая проводящий пучок, представлена колленхимой и одревесневшей паренхимой.

C. tataria Sebeők (рис. 3, *Г*). Черешок опушен простыми редкими длинными волосками. По форме он типичен для этой подсекции. Механическая ткань, армирующая проводящий пучок, 2 типов — в виде колленхимных «шапочек» над флоэмой и тяжа из одревесневшей паренхимы ковнутри от ксилемы.

Изученный образец. Dagestan, Temir-Chan-Schure, adurb. Petrowsk, 300′, 1901, N 11678, leg. Alexeenko (LE).

C. grandiflora DC. (рис. 3, *Д*). Черешок опушен простыми редкими длинными волосками, очень крупный и отличается от черешков предыдущего вида более сильной склеренхиматизацией. Проводящие пучки полностью одревесневшие, в то же время кольцо субэпидермальной колленхимы несколько тоньше, в нем насчитывается до 6 слоев клеток. Клетки эпидермы с более сильно утолщенными наружными стенками, чем у предыдущего вида.

Изученный образец. ДагАССР, Ахтинский р-н, между Усухчай и Ахты, 25 VI 1961, № 1877, Н. Цвелев, С. Черепанов (LE).

Секция *Orientecrambe* I. Khalilov

В эту секцию включены многолетние и двулетние травы, распространенные в Передней и Средней Азии. От представителей секции *Crambe* отличаются меньшими размерами самого растения и мелкими голыми плодами.

По форме и структуре черешка исследованные нами виды распадаются на 2 группы, соответствующие подсекциям *Orientecrambe* и *Junceae.*

Подсекция Orientecrambe I. Khalilov

Верхний членик стручочка видов этой подсекции сглаженно-четырехгранный или слабосетчатый. Черешок крупный, в поперечном срезе имеет форму вытянутого в адаксиально-абаксиальном направлении пятиугольника, с резко выраженными ребрами в месте прохождения проводящих пучков и извилистыми стенками, с широкой неглубокой выемкой на адаксиальной стороне. Эпидерма состоит из некрупных округлых клеток. Субэпидермальная колленхима состоит из 1 слоя, лишь в ребрах число ее слоев увеличивается до 2—3. Паренхима из тонкостенных сжатых клеток сохранилась главным образом только в адаксиальной части черешка. Виды этой подсекции отличаются от исследованных нами видов подсекции *Junceae* значительно бóльшим числом крупных синтетических пучков, разбросанных по всему черешку. Наиболее крупные пучки расположены по дуге. Маленькие простые проводящие пучки расположены ближе к центру черешка. Проводящие пучки армированы механической тканью в виде одревесневшей паренхимы, причем клетки ее внутри пучка более мелкие и с более утолщенными наружными стенками.

C. orientalis L. (рис. 4, *А*). Черешок опушен жесткими короткими простыми волосками. Он имеет типичные для этой секции форму и структуру.

Изученный образец. ГССР, окр. г. Ахалцихе, берег р. Куры, с. Рустави, 8 VII 1926, № 332, V. Meffert (LE).

C. aculeolata (N. Busch) Czerniak (рис. 4, *Б*). Черешок опушен крючковидными волосками. Этот вид несколько отличается формой черешка и наличием маленьких простых проводящих пучков.

Изученный образец. АзССР, Нахичеванская АССР, Ордубадский р-н, 23 VI 1956, № 1237, Т. Егорова (LE).

Подсекция Junceae I. Khalilov

У представителей этой подсекции верхний членик стручочка совершенно гладкий, не четырехгранный. Виды, относимые к этой подсекции, имеют пятиугольные в очертании черешки с хорошо выраженными ребрами в месте прохождения крупных проводящих пучков и узкой, довольно глубокой выемкой на адаксиальной стороне. Эпидерма состоит из некрупных округлых клеток. Субэпидермальная колленхима образует 1 слой, в ребрах число слоев возрастает до 3—4. Проводящие пучки расположены по дуге, из них 5 (7) крупных синтетических, остальные — более мелкие простые, расположены между ними и на периферии от них.

Механическая ткань, окружающая проводящие пучки, представлена колленхимой или же «шапочками» из колленхимы над флоэмой, тяжами из одревесневшей паренхимы ковнутри от ксилемы. Паренхима тонкостенная, часто полностью разрушена в сердцевинной части и образует полость.

C. juncea Bieb. (рис. 4, *В*). Черешок опушен длинными жесткими простыми волосками, направленными вниз. Черешок типичной для этой подсекции формы. Механическая ткань, армирующая проводящий пучок, представлена колленхимой. Как показала серия срезов, более сильная склеренхиматизация наблюдается в нижней части черешка, где в колленхиме появляются отдельные клетки и

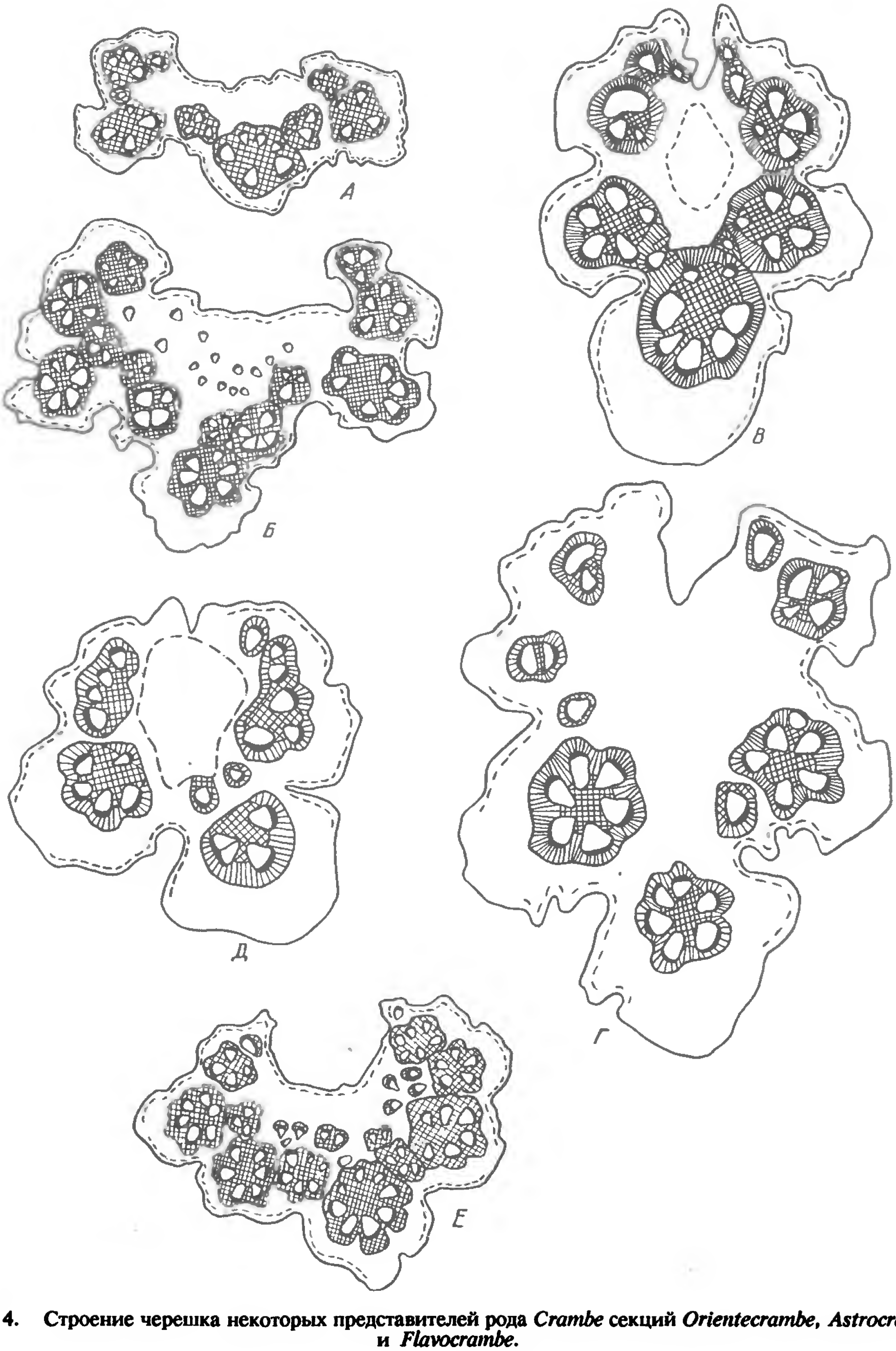


Рис. 4. Строение черешка некоторых представителей рода *Crambe* секций *Orientecrambe*, *Astrocrambe* и *Flavocrambe*.

А — C. orientalis; Б — C. aculeolata; В — C. juncea; Г — C. edentula; Д — C. gordjaginii; Е — C. schugnana.

островки клеток одревесневшей паренхимы. В средней и верхней частях черешка они исчезают.

Изученный образец. 9 VII 1906, N. Busch (LE).

C. edentula Fisch. et Mey. (рис. 4, *Г*). Черешок опушен простыми короткими волосками. По форме и структуре черешка этот вид почти идентичен предыдущему, но отличается от него более крупными размерами и большей склеренхиматизацией. Механическая ткань, окружающая проводящие пучки, здесь уже 2 типов: снаружи от проводящего пучка располагается колленхима, а внутрь от него — одревесневшая паренхима.

Изученный образец. Средняя Азия, Закаспийская обл., Красноводск, 13 V 1897, В. Липский (LE).

Секция *Flavocrambe* I. Khalilov

Эту монотипную секцию представляет среднеазиатский эндемик, распространенный в основном в СССР (Памиро-Алай) и в Северном Афганистане. Отличительными признаками секции являются наличие желтых лепестков и пыльцы характерной скульптуры.

C. gordjaginii Sprуg. et M. Pop. (рис. 4, *Д*). Черешок опушен длинными простыми волосками. По строению и форме он близок к черешкам подсекции *Junceae* секции *Orientecrambe*, и особенно к *C. juncea*. Черешок в очертании округло-пятиугольный, с четко выраженным ребром на абаксиальной стороне, в месте прохождения крупного медианного пучка, с неглубокой выемкой на адаксиальной стороне. В центре черешка — полость. Эпидерма представлена некрупными округлыми клетками с сильно утолщенными наружными стенками. Затем идет субэпидермальная колленхима, число слоев которой в большом ребре возрастает от 1 до 4—5. Паренхима состоит из тонкостенных клеток, часто облитерируется, образуя полость в центре черешка. Крупные синтетические проводящие пучки (3—5) расположены по дуге, между ними и на периферии от них помещаются 1—2 пары мелких простых пучков, в основании медианного пучка наблюдаются также маленькие анастомозирующие друг с другом пучки. Механическая ткань, окружающая их, 2 типов: 1) из клеток колленхимы к периферии от пучков, 2) из клеток одревесневшей паренхимы внутрь от пучков.

Изученный образец. Туркестан, 23 IV 1915, № 220, М. Попов (LE).

Секция *Astrocrambe* I. Khalilov

Эта монотипная секция представлена среднеазиатским эндемиком, распространенным в Средней Азии (Памиро-Алай). Характерным признаком секции является наличие на черешках ее видов ветвистых (звездчатых) волосков.

C. schugnana Korsh. (рис. 4, *Е*). Черешок опушен ветвистыми (звездчатыми) волосками. По строению и форме он близок к черешкам типовой подсекции секции *Orientecrambe*. Черешок ребристо-многоугольный, вытянутый в адаксиально-абаксиальном направлении, с широкой неглубокой выемкой на адаксиальной стороне. Эпидерма состоит из некрупных округлых клеток. Крупные синтетические пучки (7—9) расположены по дуге, более мелкие и, как правило, простые — ковнутри от них. Пучки армированы механической тканью в виде одревесневшей паренхимы, причем клетки ее внутри пучка более мелкие и с более утолщенными наружными стенками. Паренхима тонкостенная, расположена в основном в адаксиальной части черешка.

Изученный образец. Туркестан, Шугнань, 27 VII 1897, № 186, С. Коржинский (LE).

Заключение

В результате проведенных нами исследований выявлен ряд анатомических признаков, имеющих диагностическое значение для систематики рода *Crambe*, и показана возможность их применения для уточнения секционных границ и выявления внутриродовых связей. Такими признаками оказались прежде всего форма поперечного среза черешка, число, строение, расположение проводящих пучков и степень развития механической ткани. На основании этих признаков мы разделили все исследованные нами виды на 6 групп. Из 4 олиготипных секций рода *Crambe* полностью однородными оказались только 2 секции — *Leptocrambe* и *Dendrocrambe*, 2 другие — *Crambe* и *Orientecrambe* — распадаются каждая на 2 группы. Монотипные секции *Flavocrambe* и *Astrocrambe* по строению черешка оказались почти полностью идентичными подсекциям *Junceae* и *Orientecrambe* (секции *Orientecrambe*) соответственно.

К 1-й группе мы отнесли секцию *Leptocrambe* (рис. 1, *А—Г*), представленную однолетними растениями. Виды этой секции характеризуются довольно просто устроенными черешками, что, очевидно, объясняется относительно коротким циклом развития и сравнительно небольшими размерами листьев. Черешок в очертании трех-, пятиугольный, с 3—5 (7) простыми проводящими пучками, слабо армированными механической тканью. Последняя представлена колленхимой в виде «шапочек» над флоэмой и тяжами в основном из одревесневшей паренхимы, расположенной ковнутри от ксилемы проводящего пучка. Субэпидермальная колленхима развита слабо. Медианный проводящий пучок у ряда видов синтетический, представлен 2—3 простыми пучками.

Для двулетних и многолетних представителей рода *Crambe* характерным признаком черешка является наличие крупных синтетических пучков. Среди видов самыми примитивными оказались виды секции *Dendrocrambe*. По строению черешка мы отнесли их ко 2-й группе. Черешки представителей этой наиболее древней группы растений рода *Crambe* слабо дифференцированы по анатомии, в них опорную функцию выполняют практически все ткани: колленхима, окружающая проводящие пучки, сильно развитая основная паренхима и одревесневшие элементы ксилемы (сосуды). Крупные синтетические проводящие пучки состоят еще из небольшого числа (2—3) отдельных пучков, что также свидетельствует об определенной примитивности данной группы.

Наиболее близки к секции *Dendrocrambe* представители подсекции *Crambe* секции *Crambe*, выделенные нами в 3-ю группу. Эта группа характеризуется округло-пятиугольными черешками с 3—5 (7) крупными синтетическими пучками, расположенными по дуге, и 6—8 простыми мелкими проводящими пучками, расположенными как по дуге, так и к центру от крупных проводящих пучков. Усиление механической функции проявилось в одревеснении паренхимы, расположенной ковнутри от ксилемы проводящего пучка. К этой группе относится и *C. koktebelica*, занимающий по анатомическому строению промежуточное положение между секцией *Crambe* (подсекция *Crambe*) и секцией *Orientecrambe* (подсекция *Junceae*). Дальнейшая специализация привела к возникновению мощных черешков, характерных для представителей подсекции *Tatariae* секции *Crambe* и отнесенных нами к 4-й группе. Растения этой группы имеют округло-многоугольные черешки с большим числом крупных синтетических проводящих пучков, разбросанных по всему черешку. Усиление опорных и проводящих функций выразилось в увеличении числа крупных синтетических проводящих пучков (до 18—20), склеренхиматизации механической ткани, армирующей проводящие пучки, и в наличии кольца субэпидермальной колленхимы, насчитывающей до 10—12 слоев. Интересно отметить, что процесс одревеснения идет быстрее в тканях центральной части пучка.

Другой ветвью, идущей от секции *Dendrocrambe*, можно назвать секцию *Orientecrambe*. Наиболее близка к ней подсекция *Junceae* (5-я группа). Она характеризуется пятиугольными в очертании черешками с четко выраженными выростами в месте прохождения крупных проводящих пучков. Число проводящих пучков здесь невелико, расположены они только по дуге. Крупных синтетических пучков 3—5, мелких простых — 3—4. Подобное строение имеет и черешок *C. gordjaginii* (монотипной секции *Flavocrambe*), отличающийся лишь большей компактностью и меньшим числом синтетических пучков.

Дальнейшая специализация привела к возникновению более компактных ребристых черешков, сжатых в адаксиально-абаксиальном направлении, со значительно большим числом проводящих пучков — крупных синтетических, расположенных по дуге, и более мелких простых, находящихся ближе к центру черешка, с сильно развитой механической тканью. Черешки такого типа, выделенные нами в 6-ю группу, характерны для подсекции *Orientecrambe*. Подобные форму и строение имеет и черешок *C. schugnana* (монотипной секции *Astrocrambe*).

Таким образом, проведенные нами исследования явились подтверждением правильности выделения и однородности 2 из 6 секций (*Leptocrambe* и *Dendrocrambe*), свидетельством гетерогенности секций *Crambe, Orientecrambe* и несомненной близости монотипных секций *Flavocrambe, Astrocrambe* к секции *Orientecrambe*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. А. Flora Caucasica critica. Ч. III. Вып. 4. Юрьев, 1910. 820 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 333 с. — *Трифонова В. И.* Сравнительно-анатомическое исследование черешка некоторых представителей родов *Consolida* (DC.) S. F. Gray, *Acanitella* Spach, *Delphinium* L. и *Aconitum* (*Ranunculaceae*) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 6. С. 866—876. — *Халилов И. И.* Три новые секции рода *Crambe* (*Cruciferae*) // Нов. сист. высш. раст. 1991а. Т. 28. С. 78—79. — *Халилов И. И.* Система рода *Crambe* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 11. С. 1612—1613. — *Халилов И. И., Архангельский Д. Б.* Палинологическое изучение видов рода *Crambe* (*Brassicaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1582—1586. — *Черняковская Е. Г.* Род *Crambe* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 8. С. 473—491. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. 1. Genevae, 1867. 1017 p. — *De Candolle A. P.* Regni vegetabilis systema naturale. Vol. 2. Paris, 1821. 745 p. — *De Candolle A. P.* Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Pt 1. Paris, 1824. 748 p. — *Metcalfe C. R., Chalk L.* Anatomy of the dicotyledons. Vol. 1-2. Oxford, 1950. 1500 p. — *Petit L.* Des petioles des dicotyledones au point de vue de l'anatomie comparée et de la taxonomie // Mem. Soc. Sci. Phys. natur. Ser. 3. Bordeaux, 1887. Vol. 3. P. 217—404. — *Schulz O. E. Crambe* L. // A. Engler. Das Pflanzenreich. H. 70. Leipzig: Edelmann, 1919. P. 228—249. — *Sventenius E. R.* Specilegium canariensis. III. Madrid: Ministerio de agricultura Inst. nacional de investigationes agronomicas, 1953. N 28. P. 23—25.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 14 II 1991

SUMMARY

The results of the comparative anatomical investigation of the petiole in 19 species of the genus *Crambe* from 6 out of 7 sections accepted here are presented. These studies show the diagnostic importance of some anatomical characters of petiolar structure and their potential importance for the solution of the controversial problems of systematics and phylogeny. The species studied here can be divided into 6 groups according to their petiolar structure. Only two, *Leptocrambe* and *Dendrocrambe*, out of 4 oligotypic sections of the genus *Crambe* can be regarded as completely homogeneous. Two other sections, *Crambe* and *Orientecrambe*, should be subdivided into two groups. The monotypic sections *Flavocrambe* and *Astrocrambe* are almost identical in their petiolar structure to the subsections *Junceae* and *Orientecrambe* (of the *Orientecrambe* section).

УДК 582.29 (576.651)
© 1992

И. И. Макарова, А. Е. Катенин

ЛИШАЙНИКИ СРЕДНЕЙ ЧАСТИ ХРЕБТА ИСКАТЕНЬ НА ЗАПАДЕ ЧУКОТСКОГО ПОЛУОСТРОВА

I. I. MAKAROVA, A. E. KATENIN. LICHENS OF THE MIDDLE PART OF THE ISKATEN MOUNTAIN RIDGE IN THE WEST OF THE CHUKOTKA PENINSULA

Приведены результаты систематического и географического анализов одной из самых богатых лихенофлор на Чукотском п-ве, насчитывающей 240 видов. Список лишайников (128 видов), собранных при геоботанических описаниях, анализируется с точки зрения приуроченности видов к элементам ландшафта и наиболее распространенным растительным сообществам. Дана характеристика лишайниковых сообществ.

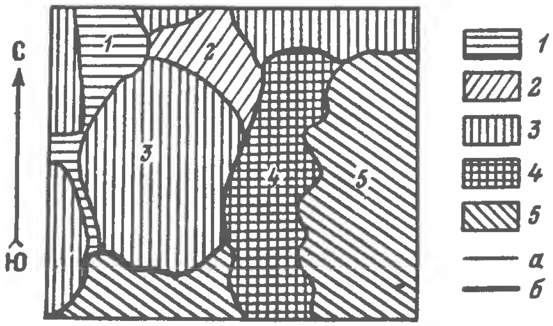
Материал для статьи собран сотрудником лаборатории растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) А. Е. Катениным и студенткой Ленинградского государственного университета В. А. Костиной при геоботанических исследованиях в 1971 г. на перевале хр. Искатень, в районе 32-го км трассы Эгвекинот—Иультин. Коллекция определена сотрудником лаборатории лихенологии и бриологии БИН И. И. Макаровой. Определения видов рода *Stereocaulon* проверены А. В. Домбровской, за что авторы выражают ей благодарность.

В статье учтены сведения о лишайниках из геоботанических описаний, сделанных сотрудниками БИН в 1967 г. на перевале хр. Искатень. Флора лишайников района перевала ранее была выявлена и проанализирована И. И. Макаровой (1979). В этой совместной статье приводятся обобщенные материалы всех предшествующих публикаций.

Хребет Искатень с несколькими вершинами высотой около 1500 м над ур. м. и преобладающими высотами от 500 до 1000 м над ур. м. вытянут с юго-запада на северо-восток на 250 км и имеет ширину около 60 км.

В районе перевала, по которому проходит трасса Эгвекинот—Иультин, расположены краевая приморская часть хребта с альпийским рельефом (большими перепадами высот, хорошо выраженными хребтами 2-го порядка, узкими затененными и заснеженными ущельями), а также средняя часть хребта с гольцовым рельефом (широкими ледниковыми долинами и низкими куполообразными сопками, возвышающимися над долинами на 200—300 м). Хребты 2-го порядка в приморской части района перевала сложены гранодиоритами, днища долин и ущелий покрыты четвертичными отложениями. В средней части хребта горы сложены андезитами, липаритами и глинистыми сланцами, плоские днища широких долин покрыты ледниковыми отложениями, а речные долины — аллювием.

Обследованная в районе перевала территория площадью около 20 км^2 ограничена с востока гребнем хребта 2-го порядка, вытянутого с севера на юг, с юга — троговой долиной в месте резкого ее сужения и перехода в круто наклоненное ущелье, с севера — окончанием хребта 2-го порядка, вытянутого вдоль восточной границы территории, а с запада — долиной ручья Матачен.



Карта-схема изученной территории на перевале хр. Искатень.

Ландшафтные выделы: *1* — «долина ручья», *2* — «плато», *3* — «низкогорье», *4* — «перевал», *5* — «хребет». Цифры поставлены только на обследованных контурах. *а* — граница ландшафтных выделов, *б* — граница между частями хребта с гольцовым (выделы *1—3*) и альпийским (выделы *4—5*) рельефом.

Исследованную территорию можно подразделить на 5 ландшафтных выделов и дать им в пределах настоящей статьи условные названия: гребень и западный склон хребта 2-го порядка высотой до 800 м над ур. м. — «хребет»; плоское днище узкой троговой долины, расположенное на высоте 480—500 м над ур. м., — «перевал»; низкий, сильно рассеченный горный массив, возвышающийся на 600—700 м над ур. м. и на 200 м над перевалом, — «низкогорье»; горизонтальная плоская поверхность на северном краю низкогорья, расположенная на высоте перевала, — «плато»; долина ручья Матачен, наклоненная и расширенная к северу, расположенная на высоте 380—400 м над ур. м., — «долина ручья» (см. рисунок).

Площадь ландшафтных выделов обследованной территории составила: «хребет» — 23%, «перевал» — 19, «низкогорье» — 28, «плато» — 10, «долина ручья» — 7%.

В пределах обследованного участка на перевале хр. Искатень произведено 680 геоботанических описаний, которые распределяются по ландшафтным выделам следующим образом: «хребет» — 12%, «перевал» — 20, «низкогорье» — 55, «плато» — 11, «долина ручья» — 2% всех описаний.

Средняя часть хр. Искатень, согласно геоботаническому районированию Арктики (Александрова, 1977), расположена в пределах южной полосы подобласти Субарктических тундр. В соответствии с ботанико-географической зональностью Чукотской тундры (Юрцев, 1973) она приурочена к южному варианту подзоны северных гипоарктических тундр. Согласно флористическому районированию Чукотской тундры (Юрцев и др., 1979), исследованная часть хр. Искатень расположена в пределах Амгуэмского (переходного) округа Чукотской флористической провинции.

Непосредственно обследованная нами территория охватывает средний и верхний подпояса гольцового пояса (Юрцев, 1974). В пределах среднего подпояса располагаются ландшафтные выделы «перевал», «низкогорье», «плато» и «долина ручья»; к верхнему подпоясу относится выдел «хребет». Ландшафтные выделы «хребет» и «перевал» относятся к части хребта с альпийским рельефом, а «низкогорье», «плато» и «долина ручья» — к части с гольцовым рельефом.

Растительность выдела «перевал» характеризуется обилием нивальных и заболоченных сообществ, в первую очередь кустисто-лишайниковых и зеленомошных, а также злаково-осоково-ивковых (*Salix polaris*),[1] заболоченных осоковых (*Carex stans, C. tripartita*), ожиковых (*Luzula unalaschkensis*) и пушицевых (*Eriophorum polystachion*) сообществ. Здесь часто встречаются сообщества с доминированием хионофильных злаков и разнотравья (*Poa paucispicola, Acomastylis rossii, Saxifraga porsildiana, Nardosmia glacialis, Oxyria digyna*) и редко — кустарничковые сообщества с господством *Dryas punctata, Cassiope tetragona, Diapensia obovata*, а также осоковые сообщества с господством *Carex lugens, C. membranacea, C. nesophila*.

---

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по Б. А. Юрцеву и др. (1979).

Для ландшафтного выдела «плато» характерны кустарничковые сообщества с доминированием *Dryas punctata, Salix polaris, Diapensia obovata, Cassiope tetragona*. Здесь редко встречаются сообщества *Salix chamissonis u S. phlebophylla*, а также мало лишайниковых и зеленомошных сообществ. Довольно широко распространены заболоченные осоковые (*Carex stans*) и пушицевые (*Eriophorum polystachion*) сообщества, изредка встречаются кочкарные пушицевые (*Eriophorum vaginatum*) и осоковые с господством *Carex lugens, C. membranacea, C. nesophila*. В этом выделе есть также нивальные злаково-осоково-разнотравные сообщества с господством *Oxyria digyna, Poa paucispicola, Carex tripartita*.

Для «низкогорья» характерны сомкнутые и куртинные дриадовые сообщества, кассиоповые и разнотравно-ивковые кустарничковые сообщества с господством *Salix reticulata* и *S. polaris*. Осоковые и пушицевые заболоченные сообщества встречаются редко, из них преобладают *Carex lugens* и *Eriophorum vaginatum*. Довольно обычны здесь лишайниковые сообщества, в то время как моховые встречаются редко. Для этого выдела характерны разнотравные сомкнутые и куртинные сообщества с господством *Saxifraga funstonii, Potentilla vahliana, Oxytropis mertensiana, Nardosmia glacialis, Artemisia arctica, Acomastylis rossii*.

В «долине ручья» не часто встречаются кустарничковые дриадовые и ивковые (*Salix polaris*) сообщества. Здесь много злаковых сообществ с господством *Festuca altaica, Leymus interior, Arctagrostis arundinacea*, есть осоковые (*Carex membranacea*), но особенно много ивково-разнотравно-злаковых луговых (*Salix reticulata, Festuca altaica, Carex membranacea, Chamaenerion latifolium*).

В ландшафтном выделе «хребет», относящемся к верхнему подпоясу гольцового пояса, преобладают лишайниковые и дриадовые сообщества, а также довольно много ивковых (*Salix polaris*), кассиоповых и диапензиевых кустарничковых сообществ. Иногда встречаются осоковые и разнотравные сообщества с господством *Festuca altaica, Novosieversia glacialis, Saxifraga funstonii, Saussurea tilesii, Nardosmia glacialis*.

В результате обработки коллекции А. Е. Катенина и добавления видов, найденных в этом районе И. И. Макаровой, составлен список лишайников (табл. 1), насчитывающий 240 видов, относящихся к 35 семействам и 85 родам. Лишайники в списке расположены по системе J. Poelt (1973). Встречаемость определялась в пределах ландшафтных выделов по отношению числа описаний, в которых вид найден, к общему числу описаний, сделанных в данном выделе. Знак «+» соответствует встречаемости меньше 1%; «—» означает, что этот вид в данных ландшафтных выделах не встречен; знаки отсутствуют у видов, найденных И. И. Макаровой и неотмеченных в геоботанических описаниях. Звездочкой обозначены виды, впервые приводимые для района хр. Искатень.

Семейства по числу видов располагаются в следующем порядке: *Lecideaceae* — 38 видов, *Parmeliaceae* — 29, *Cladoniaceae* — 25, *Lecanoraceae* — 19, *Stereocaulaceae* — 17, *Peltigeraceae* и *Physciaceae* — по 14 в каждом, *Verrucariaceae* — 6. 10 семейств представлены 2 видами, 8 семейств — 1 видом.

Наибольшее число видов относится к роду *Cladonia* — 22, далее они располагаются в следующем порядке: *Stereocaulon* — 16, *Cetraria* — 13, *Lecanora* — 11, *Peltigera* и *Parmelia* — по 10 в каждом, *Lecidea* и *Rhizocarpon* — по 9 в каждом, *Pertusaria* — 8, *Umbilicaria* и *Buellia* — по 5 в каждом. 17 родов представлены 2 видами, а 42 — 1 видом.

Большой удельный вес семейств *Lecideaceae, Parmeliaceae, Lecanoraceae, Stereocaulaceae, Verrucariaceae* и родов *Stereocaulon, Lecidea, Cetraria, Lecanora, Parmelia* в лихенофлоре района свидетельствует об ее горном расположении.

Значительную часть растительного покрова лишайников составляют роды *Lecanora, Lecidea, Rhizocarpon* и др., что указывает на арктический характер лихенофлоры. Одновременно в ней проявляются черты, свойственные бореальным флорам, благодаря большому числу видов родов *Cladonia, Stereocaulon, Peltigera* и др.

При проведении географического анализа нами за основу взята схема географических элементов, разработанная Х. Х. Трассом (1970), и использована схема Н. С. Голубковой (1983).

Лишайники перевальной части хр. Искатень относятся к следующим географическим элементам: арктическому — 12 видов (5%), арктоальпийскому — 115 (48%), бореальному — 22 (9%), гипоарктомонтанному — 36 (15%), мультизональному — 38 (16%), ксероконтинентальному — 5 (2%), океаническому — 5 (2%), с невыясненным ареалом — 7 (3%).

Своеобразие лихенофлоре района придают океанические виды с амфиберингийским и тихоокеанским ареалами (*Amygdalaria subdissentiens, Pertusaria subplicans, Placopsis gelida, Cetrelia alaskana*) и ксероконтинентальные лишайники (*Parmelia taractica, Phaeorrhiza nimbosa, Diploschistes muscorum*).

В целом лихенофлора района характеризуется как умеренно арктическая с чертами бореальных флор и с участием океанических и ксероконтинентальных лишайников, что соответствует географическому положению района.

Из найденных в районе лишайников к накипным относятся 121 вид (50%), к листоватым — 50 (21%), в том числе к широколопастным — 28 (12%), к рассеченно-лопастным — 22 (9%), к кустистым — 45 (19%), в том числе к радиально-кустистым — 23 (10%), к уплощенно-кустистым — 15 (6%), к нитевидно-кустистым — 7 (3%), к шиловидным — 24 (10%), в том числе к радиальным — 4 (2%) и к слоевищно-радиальным — 20 (8%).

На почве растет 53 вида (22%), в дернине — 18 (8%), на моховой дернине — 34 (14%), на растительных остатках — 35 (15%), на камнях — 98 (41%), свободно живущих 2 вида (1%).

В статье в дальнейшем мы будем рассматривать только 128 видов лишайников, которые встречены в 680 геоботанических описаниях.

Лишайники встречены в 97% геоботанических описаний, нет их главным образом в заболоченных и пойменных сообществах.

Парциальные флоры ландшафтных выделов полностью представлены в табл. 1. Общими для всех ландшафтных выделов являются 14 видов, или 11% всех видов, встреченных в описаниях. Первое место по числу видов лишайников занимает «низкогорье» (106 видов; 79% видов, встреченных в описаниях), второе — «хребет» (86; 64%). Примерно одинаковое число видов лишайников обнаружено на «плато» (43; 32%) и «перевале» (52; 39%), а наименьшее — в «долине ручья» (18; 14%).

Набор специфических видов, встреченных только в одном выделе, характеризует особенности экологической обстановки в ландшафтных выделах. По числу специфических видов на первом месте находится «низкогорье», где обнаружено 28 видов, что составляет 26% видов всей парциальной флоры этого выдела (здесь преобладают накипные и листоватые лишайники); на втором — «хребет» (13; 15%) (здесь преобладают кустистые лишайники). Во флоре ландшафтного выдела «перевал» найдено только 3 специфических вида, относящихся к кустистым лишайникам, во флоре «плато» — один вид — накипной эпилитный лишайник. В флоре выдела «долина ручья» специфических видов нет.

В табл. 2 помещены списки 10 наиболее часто встречающихся видов как для всего района, так и для каждого ландшафтного выдела. Первое число в каждой группе чисел в таблице обозначает место вида в списке, второе — процент встречаемости, определенный по отношению числа описаний, в которых приведен этот вид, к общему числу описаний, сделанных во всем районе или в соответствующем выделе.

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость лишайников (%) в различных ландшафтных выделах

Виды	«Низко-горье»	«Хребет»	«Плато»	«Перевал»	«Долина ручья»
Verrucariaceae					
Polyblastia hyperborea Th. Fr.					
* *P. pernigrata* (Nyl.) Zahlbr.	+	—	—	—	—
P. sendtneri Krempelh.					
Verrucaria margacea (Ach.) Wahlenb.					
V. riparia Nyl.					
V. umbrinula Nyl.					
Staurotheleaceae					
Endocarpon pusillum Hedw.					
Staurothele clopima Th. Fr.					
Clathroporinaceae					
Porina chlorotica (Ach.) Müll. Arg.					
Microglaenaceae					
Microglaena sphinctrinoides (Nyl.) Lönnr.					
Sphaerophoraceae					
Sphaerophorus fragilis Pers.	1	10	1	1	—
S. globosus Vain.	28	55	27	25	—
Thelotremataceae					
* *Diploschistes muscorum* (Scop.) R. Sant.	+	—	—	—	—
D. scruposus (Schreb.) Norm.					
Gyalectaceae					
Gyalecta foveolaris (Ach.) Schaer.					
Lichinaceae					
Phylliscum demangeonii (Moug. et Mont.) Nyl.					
Pyrenopsis pulvinata (Schaer.) Th. Fr.					
Placynthiaceae					
Placynthium nigrum (Huds.) S. Gray					
Psoroma hypnorum (Vahl) S. Gray	4	1	—	—	—
Peltigeraceae					
Peltigera aphthosa (L.) Willd.	66	60	65	50	50
P. canina (L.) Willd.	14	6	10	7	7
* *P. didactyla* (With.) Laundon	+	—	—	—	—
* *P. lepidophora* (Nyl. ex Vain.) Bitt.	+	—	—	—	—
* *P. leucophlebia* (Nyl.) Gyeln.					
P. malacea (Ach.) Funck	3	1	—	1	14
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.	2	4	3	—	—
P. rufescens (Weis) Humb.	2	—	—	—	—
P. scabrosa Th. Fr.	13	7	24	13	14
P. venosa (L.) Hoffm.	—	1	—	—	—
Solorina bispora Nyl.					
S. crocea (L.) Ach.	7	21	20	26	—
S. octospora Arnold	2	2	—	—	—
S. saccata (L.) Ach.	3	4	—	—	—
Nephromataceae					
Nephroma arcticum (L.) Torss.	3	4	16	7	—
N. expallidum (Nyl.) Nyl.	46	41	35	26	57

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	«Низкогорье»	«Хребет»	«Плато»	«Перевал»	«Долина ручья»
Lobariaceae					
Lobaria linita (Ach.) Rabenh.	37	54	45	30	36
Collemataceae					
Collema ceraniscum Nyl.	+	—	—	—	—
C. undulatum Laur. ex Flot.					
Leciophysma finmarkicum Th. Fr.					
Leptogium saturninum (Dicks.) Nyl.	+	—	—	—	—
Pannariceae					
Vestergrenopsis elaeina (Wahlenb.) Gyeln.					
Pannaria hookeri Nyl.					
P. pezizoides (Web.) Trev.	1	1	—	—	—
* *Parmeliella praetermissa* (Nyl.) James	+	1	—	—	—
Arctomiaceae					
Arctomia delicatula Th. Fr.	+	1	—	—	—
Lecideaceae					
Amygdalaria elegantior (H. Magn.) Hertel et Brodo					
* *A. panaeola* (Ach.) Hertel et Brodo	+	1	—	—	—
A. subdissentiens (Nyl.) Inoue et Brodo					
Bacidia sphaeroides (Dicks.) Zahlbr.					
Brigantiaea fuscolutea (Dicks.) R. Sant.					
Lecidea atrobrunnea (Ram. et DC.) Schaer.					
L. caesioatra Schaer.					
L. lactea Schaer.					
L. lapicida (Ach.) Ach.					
* *L. limosa* Ach.	—	—	1	—	—
L. marginata Schaer.					
L. paupercula Th. Fr.					
* *L. ramulosa* Th. Fr.	1	—	1	—	—
L. vernalis (L.) Ach.					
Lecidella stigmatea (Ach.) Hertel et Leuck.					
* *Lopadium coralloideum* (Nyl.) Lynge	+	—	—	—	—
L. pezizoideum (Ach.) Koerb.	2	1	—	—	—
Mycoblastus affinis (Schaer.) Schauer	+	—	—	—	—
M. alpinus (Fr.) Kernst.					
M. sanguinarius (L.) Norm.					
Porpidia flavicunda (Ach.) Gowan					
P. flavocaerulescens (Hornem.) Hertel et Schwab					
P. speirea (Ach.) Krempelh.					
Psora decipiens (Hedw.) Hoffm.					
P. rubiformis (Ach.) Hook.					
Rhizocarpon atroalbescens (Nyl.) Zahlbr.					
R. badioatrum (Flk.) Th. Fr.					
R. geminatum (Flot.) Koerb.					
R. geographicum (L.) DC.					
R. grande (Flk.) Arnold					
R. obscuratum (Ach.) Massal.					
R. polycarpum (Hepp) Th. Fr.					
R. servidiosum Runem.					
R. superficiale (Schaer.) Vain.					
Ropalospora lugubris (Sommerf.) Poelt					
Toninia caeruleonigricans (Lightf.) Th. Fr.					
T. lobulata (Sommerf.) Lynge					
Tremolecia atrata (Ach.) Hertel					

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	«Низкогорье»	«Хребет»	«Плато»	«Перевал»	«Долина ручья»
Lecanoraceae					
* *Haematomma lapponicum* Räs.					
Lecanora atrosulphurea (Wahlenb.) Ach.					
L. atrynea (Ach.) Röhl.					
L. badia (Pers.) Ach.					
L. bicincta Ram.					
L. caesiosulphurea Vain.					
Lecanora castanea (Hepp) Th. Fr.	—	1	—	—	—
L. dispersa (Pers.) Sommerf.					
L. epibryon Ach.	3	1	—	—	—
L. intricata (Ach.) Ach.	+	—	—	—	—
L. polytropa (Hoffm.) Rabenh.	+	1	—	—	—
L. rupicola (L.) Zahlbr.					
* *L. submellea* Savicz	+	—	—	—	—
Rhizoplaca chrysoleuca (Sm.) Zopf					
R. melanophthalma (Lam.) Leuck. et Poelt					
Tephromela aglaea (Sommerf.) Hertel et Rambold					
T. armeniaca (DC.) Hertel et Rambold					
T. atra (Huds.) Hafelln.					
Aspiciliaceae					
Aspicilia alphoplaca (Wahlenb. in Ach.) Poelt et Leuck					
A. cinerea (L.) Koerb.					
A. laevata (Ach.) Arnold					
Pachyospora verrucosa (Ach.) Massal.	1	—	—	—	—
Ionaspis epulotica (Ach.) Blomb. et Forss. var. *arctica* (Lynge) Magn.					
Hypogymniaceae					
Hypogymnia encausta (Sm.) Wats.	+	—	—	—	—
H. intestiniformis (Vill.) Räs.					
H. subobscura (Vain.) Poelt	15	10	17	1	—
Parmeliaceae					
Asahinea chrysantha (Tuck.) Culb. et Culb.	35	29	21	5	—
A. scholanderi (Llano) Culb. et Culb.	+	4	—	—	—
Cetraria andrejevii Oxn.	5	—	28	29	14
C. cucullata (Bellardi) Ach.	50	37	41	15	14
C. delisei (Bory) Nyl.	19	22	30	77	43
C. fastigiata (Del. ex Nyl.) Kärnef.	2	5	—	1	—
C. hepatizon (Ach.) Vain.	1	4	—	—	—
* *C. inermis* Krog	—	—	—	1	—
C. islandica (L.) Ach.	74	85	62	60	50
C. kamczatica Savicz	3	12	—	3	—
C. laevigata Rassad.	7	11	3	2	—
C. nigricans (Retz.) Nyl.	2	9	—	2	—
* *C. nigricascens* (Nyl.) Elenk.	—	—	—	1	—
C. nivalis (L.) Ach.	37	41	13	1	—
C. tilesii Ach.	34	2	4	—	—
* *Cetrelia alaskana* (Culb. et Culb.) Culb. et Culb.	+	—	—	—	—
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.	78	87	70	59	57
D. ramulosa (Hook.) Tuck.	15	29	23	22	7
Masonhalea richardsonii (Hook.) Kärnef.	19	—	20	5	7
Parmelia alpicola Th. Fr.					
P. centrifuga (L.) Ach.					
P. infumata Nyl.	+	—	—	—	—
P. omphalodes (L.) Ach.	15	27	13	1	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	«Низкогорье»	«Хребет»	«Плато»	«Перевал»	«Долина ручья»
P. panniformis (Nyl.) Vain.					
P. saxatilis (L.) Ach.					
P. separata Th. Fr.	11	20	4	—	—
P. sorediosa Almb.					
P. stygia (L.) Ach.	1	1	—	—	—
P. taractica (Krempelh.) Hale					
Usneaceae					
Alectoria nigricans (Ach.) Nyl.	4	5	1	1	—
A. ochroleuca (Hoffm.) Massal.	12	11	3	7	—
Bryoria nitidula (Th. Fr.) Brodo et D. Hawksw.	3	4	—	—	—
* *Pseudephebe minuscula* (Nyl. ex Arnold) Brodo et D. Hawksw.	—	1	—	—	—
P. pubescens (L.) Choisy	—	2	—	—	—
Bryocaulon divergens (Ach.) Kärnef.	9	11	17	6	—
Evernia perfragilis Llano					
Ramalinaceae					
Ramalina almquistii Vain.	+	—	—	—	—
Stereocaulaceae					
Pilophorus robustus Th. Fr.	+	11	—	2	—
Stereocaulon alpinum Laur.	18	6	1	18	—
S. arcticum Lynge					
* *S. arenarium* (Savicz) Lamb	+	—	—	—	—
S. botryosum Ach. em Frey	2	5	—	—	—
S. capitellatum H. Magn.					
S. glareosum (Savicz) H. Magn.	5	1	—	1	—
* *S. groenlandicum* (Dahl) Lamb	—	1	—	—	—
S. incrustatum Flk.					
S. intermedium (Savicz) H. Magn.					
S. paschale (L.) Hoffm.	4	—	—	13	—
S. rivulorum H. Magn.	1	—	1	—	71
* *S. spathuliferum* Vain.	—	1	—	—	—
S. subcoralloides Nyl.					
* *S. symphycheilum* Lamb	—	1	—	—	—
S. vesuvianum Pers.	+	2	—	—	—
S. wrightii Tuck.	+	10	—	—	—
Cladoniaceae					
Cladina arbuscula (Wallr.) Hale et Culb.	28	68	37	54	7
C. rangiferina (L.) Nyl.	17	54	28	48	—
C. stellaris (Opiz) Brodo	2	4	—	21	—
* *Cladonia alaskana* Evans	—	1	—	—	—
C. amaurocraea (Flk.) Schaer.	17	50	20	26	—
C. bellidiflora (Ach.) Schaer.	—	1	3	—	—
C. cariosa (Ach.) Spreng.					
C. cervicornis (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti	—	1	—	1	—
C. coccifera (L.) Willd.	+	1	1	—	—
* *C. crispata* (Ach.) Flot.	—	1	—	1	—
* *C. cyanipes* (Sommerf.) Nyl.	+	—	1	—	—
* *C. deformis* (L.) Hoffm.	+	—	—	—	—
* *C. fimbriata* (L.) Fr.	+	—	—	—	—
* *C. furcata* (Huds.) Schrad.	1	13	4	—	—
C. gonecha (Ach.) Asah. et Schade					
C. macroceras (Del.) Ahti	26	65	42	47	29
* *C. norrlinii* Vain.	—	1	—	—	—
C. pleurota (Flk.) Schaer.					
C. pyxidata (L.) Hoffm.	4	6	—	—	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Вид	«Низкогорье»	«Хребет»	«Плато»	«Перевал»	«Долина ручья»
**C.* scabriuscula* (Del.) Leight.	—	—	—	1	—
C. stricta (Nyl.) Nyl.	—	1	—	—	—
C. subfurcata (Nyl.) Arnold	—	1	—	—	—
C. subulata (L.) Wigg.					
* *C. symphycarpa* (Ach.) Fr.	+	—	—	—	—
C. uncialis (L.) Wigg.	14	28	23	10	—
Baeomycetaceae					
Baeomyces placophyllus (Lam.) Ach.					
* *Icmadophila ericetorum* (L.) Zahlbr.					
Siphulaceae					
Siphula ceratites (Wahlenb.) Fr.	—	—	1	2	—
Thamnolia vermicularis (Sw.) Ach.	77	84	56	51	7
T. vermicularis var. *subuliformis* (Ehrh.) Schaer.	12	20	—	1	—
Umbilicariaceae					
Umbilicaria cylindrica (L.) Del.					
U. deusta (L.) Baumg.					
U. hyperborea (Ach.) Hoffm.	—	1	—	—	—
U. proboscidea (L.) Schrad.	+	6	—	1	—
U. torrefacta (Lightf.) Schrad.	+	—	—	—	—
Acarosporaceae					
Acarospora almquistii H. Magn.					
A. chlorophana (Wahlenb.) Massal.					
Sporastatia testudinea (Ach.) Massal.					
Pertusariaceae					
Ochrolechia frigida (Sw.) Lynge	6	10	1	3	+
O. grimmiae Lynge	+	—	—	—	—
O. upsaliensis (L.) Massal.	2	—	—	—	—
Pertusaria bryontha (Ach.) Nyl	+	—	—	—	—
P. coriacea (Th. Fr.) Th. Fr.	10	—	—	29	—
P. dactylina (Ach.) Nyl.	2	7	—	4	—
P. geminipara (Th. Fr.) Knight ex Brodo	+	1	—	1	—
P. oculata (Dicks.) Th. Fr.	1	1	—	—	—
P. panyrga (Ach.) Massal.	+	—	—	1	—
P. phymatodes (Ach.) Ericks. f. *westringii* (Liljebl.) Ericks.					
P. solitaria H. Magn.					
P. subplicans Nyl.					
Candelariaceae					
Candelariella aurella (Hoffm.) Zahlbr.					
C. vitellina (Ehrh.) Müll. Arg.					
Teloschistaceae					
Caloplaca jungermanniae (Vahl) Th. Fr.					
C. stillicidiorum (Vahl) Lynge	+	1	—	—	—
C. tetraspora (Nyl.) Oliv.	1	1	—	—	—
* *C. tiroliensis* Zahlbr.	+	—	—	—	—
Protoblastenia terricola (Anzi) Lynge					
Xanthoria candelaria (L.) Th. Fr.					
X. elegans (Link) Th. Fr.					
Physciaceae					
Buellia atrata (Sm.) Anzi					
B. concinna Th. Fr.					

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Виды	«Низкогорье»	«Хребет»	«Плато»	«Перевал»	«Долина ручья»
B. geophila (Flk. ex Sommerf.) Lynge	+	—	—	—	—
B. insignis (Naeg.) Th. Fr.					
* *B. papillata* (Sommerf.) Tuck.	1	—	—	—	—
Physcia caesia (Hoffm.) Fürnr.					
Ph. dubia (Hoffm.) Lett.					
* *Phaeophyscia constipata* (Norrl. et Nyl.) Moberg	—	1	—	—	—
Physconia muscigena (Ach.) Poelt	6	2	—	—	—
Rinodina cacuminum (Th. Fr.) Malme					
R. mniaraea (Ach.) Koerb.					
R. roscida (Sommerf.) Arnold	+	—	—	—	—
R. turfacea (Wahlenb.) Koerb.	3	2	—	—	—
Phaeorrhiza nimbosa (Fr.) Mayrh. et Poelt					
Arthrorhaphidaceae					
Arthrorhaphis citrinella (Ach.) Poelt var. *alpina* (Schaer.) Poelt					
Micareaceae					
Micarea assimilata (Nyl.) Coppins					
M. melaena (Nyl.) Hedl.					
Trapeliaceae					
Placopsis gelida (L.) Nyl.					
Lichens imperfecti					
Lepraria neglecta (Nyl.) Lett.	1	2	—	—	—

ТАБЛИЦА 2

Лишайники, наиболее часто встречающиеся в геоботанических описаниях в районе и в ландшафтных выделах (место в списке / % встречаемости)

Вид	Весь район	«Хребет»	«Перевал»	«Низкогорье»	«Плато»	«Долина ручья»
Dactylina arctica	1/74	1/87	3/59	1/78	1/70	2—3/57
Cetraria islandica	2/71	2/85	2/60	3/74	3/62	4—5/50
Thamnolia vermicularis	3/67	3/84	5/51	2/77	4/56	—
Peltigera aphthosa	4/61	6/60	6/50	4/66	2/65	4—5/50
Nephroma expallidum	5/45	—	—	6/46	9/35	2—3/57
Cetraria cucullata	6/40	—	—	5/50	7/41	9—10/14
Lobaria linita	7/39	8—9/54	9/30	7—8/37	5/45	7/36
Cladina arbuscula	8/38	4/68	4/54	—	8/37	—
Cladonia macroceras	9/36	5/65	8/47	—	6/42	8/29
Cetraria delisei	10/33	—	1/77	—	10/30	6/43
Sphaerophorus globosus	—	7/55	—	—	—	—
Cladina rangiferina	—	8—9/54	7/48	—	—	—
Cetraria nivalis	—	—	—	7—8/37	—	—
Asahinea chrysantha	—	—	—	9/35	—	—
Cladonia amaurocraea	—	10/50	—	—	—	—
Cetraria tilesii	—	—	—	10/34	—	—
C. andrejevii	—	—	10/29	—	—	9—10/14
Stereocaulon rivulorum	—	—	—	—	—	1/71

Из 10 наиболее часто встречающихся в районе видов 4 относятся к группе кустистых, 3 — к группе шиловидных, 3 — к группе листоватых лишайников. В сложении лишайниково-моховой дернины участвуют 6 видов из 10 наиболее часто встречающихся, 4 вида обнаружены на поверхности моховой дернины.

Списки 10 наиболее часто встречающихся видов всего района и выдела «плато» наиболее сходны по составу и порядку размещения в них видов. Однако мезофильные листоватые лишайники *Peltigera aphthosa, Lobaria linita* и шиловидный вид *Cladonia macroceras* занимают в списке видов выдела «плато» более высокие места, чем в списке видов всего района.

В списке 10 наиболее часто встречающихся видов выдела «хребет» нет *Nephroma expallidum, Cetraria cucullata, C. delisei*, но есть *Sphaerophorus globosus, Cladina rangiferina, Cladonia amaurocraea*, отсутствующие в списке всего района. *Cladina rangiferina* и *Cladonia amaurocraea* очень характерны для лишайниково-печеночниковых дернинок, расположенных в щелях между камнями на крупнокаменистых россыпях по склону хребта.

Список видов выдела «перевал» сходен со списком видов выдела «хребет», так как в них обоих отсутствуют *Nephroma expallidum, Cetraria cucullata* и присутствуют *Cladina rangiferina*. В списке видов выдела «перевал» хионофильный вид *Cetraria delisei* занимает первое место, имеется и другой хионофильный вид — *Cetraria andrejevii*, что объясняется долгим лежанием снега на территории перевала — узкого и затененного «коридора» между среднегорным и низкогорным хребтами.

В список 10 наиболее часто встречающихся в выделе «низкогорье» видов не вошли 3 мезофильных и хионофильных вида, но вошли 3 хионофобных вида — *Cetraria nivalis, C. tilesii, Asahinea chrysantha.* Это объясняется наличием малоснежных местообитаний и карбонатных пород в пределах этого выдела.

Наиболее своеобразен состав лишайников в выделе «долина ручья». В нем первое место занимает хионофильный вид *Stereocaulon rivulorum*, кроме него, здесь много других хионофильных видов, но нет часто встречающихся в других выделах видов *Thamnolia vermicularis* и *Cladina arbuscula.*

Нами проведено сравнение парциальных лихенофлор 6 наиболее распространенных в районе групп сообществ: кустарничковых дриадовых (*Dryas punctata*), травяно-ивковых (*Salix polaris*) нивальных, кустарничково-осоковых (*Carex nesophila, C. lugens, C. membranacea, C. atrofusca*), кустарничковых кассиоповых (*Cassiope tetragona*) нивальных, пушицево-осоковых (*Carex stans, Eriophorum polystachion*) заболоченных и нескольких вариантов лишайниковых сообществ (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Роль лишайников в сложении основных растительных сообществ района

Сообщество	Число описаний в группе; процент описаний без лишайников	Амплитуда проективного покрытия лишайников, %	Число видов в одном описании: амплитуда; среднее	Общее число видов в описаниях группы
Кустарничковые дриадовые	104	5—70	3—25; 12	88
Кустарничковые кассиоповые	33	30—80	8—24; 16	51
Травяно-ивковые	55	10—80	3—16; 10	44
Кустарничково-осоковые	37; 5	0—80	3—14; 8	35
Пушицево-осоковые	25; 12	0—40	1—12; 5	26
Лишайниковые	57	35—90	6—28; 15	86

Наибольшее число описаний без лишайников относится к заболоченным пушицево-осоковым сообществам, немного меньше — к кустарничково-осоковым; во всех остальных типах сообществ описаний без лишайников нет. Лишайники имеют максимальное суммарное покрытие в лишайниковых и кассиоповых сообществах, минимальное — в пушицево-осоковых. Наибольшее число видов лишайников в одном сообществе характерно для кассиоповых и лишайниковых сообществ, наименьшее — для пушицево-осоковых. Наиболее богатая парциальная лихенофлора отмечена у дриадовых сообществ, почти такая же — у лишайниковых, а наименее — у пушицево-осоковых.

Наибольшее количество специфических видов, не встреченных в других типах сообществ, характерно для лишайниковых (13 видов) и дриадовых (12 видов) тундр. Во всех остальных типах сообществ есть только по одному специфическому виду. В дриадовых тундрах такие виды относятся к накипным и листоватым лишайникам, обитающим на растительных остатках, а в лишайниковых сообществах — к кустистым и накипным лишайникам, приуроченным к растительным остаткам, камням и голому грунту.

В парциальной лихенофлоре дриадовых тундр преобладают виды кустистых, накипных и широколопастных листоватых лишайников. В мохово-лишайниковом покрове этих сообществ наибольшую площадь занимают кустистые лишайники, за ними в порядке убывания следуют листоватые и накипные лишайники.

В составе лихенофлоры кассиоповых сообществ значительно больше видов кустистых лишайников и значительно меньше — листоватых. В мохово-лишайниковом покрове этих сообществ наиболее распространены кустистые лишайники и довольно значительно — накипные и листоватые.

В лихенофлоре травяно-ивковых сообществ преобладают виды кустистых лишайников и довольно много листоватых видов. Наибольшую роль в сложении мохово-лишайникового яруса играют кустистые лишайники, а листоватые и накипные виды имеют значительное и равное покрытие.

В кустарничково-осоковых сообществах преобладают виды кустистых лишайников, значительно меньше листоватых и очень мало накипных. В сложении мохово-лишайниковой дернины в этих сообществах наибольшее участие принимают кустистые лишайники, меньшее — накипные и еще меньшее — листоватые.

В составе лихенофлоры заболоченных пушицево-осоковых сообществ преобладают кустистые виды лишайников и довольно большое число широколопастных листоватых. В сложении напочвенного покрова этих сообществ наибольшую роль играют листоватые и значительную — кустистые лишайники.

Сообщества с господством лишайников (57 описаний) составляют 8% всех сделанных в районе описаний. В ландшафтном выделе «хребет» их больше всего — 21 описание, т. е. 26% сделанных здесь описаний, в выделах «перевал» — 18 (13%), «плато» — 5 (7%), «низкогорье» — 13 (4%). В выделе «долина ручья» не встречено ни одного лишайникового сообщества.

Для этой группы сообществ характерно наибольшее покрытие лишайников и максимальное число видов в одном описании. По показателям среднего числа видов в одном описании и общего суммарного числа видов в описаниях этой группы лишайниковые сообщества занимают второе место после дриадовых и кассиоповых сообществ (табл. 3).

В составе лихенофлоры лишайниковых сообществ 86 видов, из которых 13 видов принадлежат только этой группе сообществ, — это преимущественно кустистые лишайники, обитающие на камнях, на грунте и растительных остатках.

Лишайниковые сообщества на основании жизненной формы доминирующих видов лишайников можно подразделить на накипно-лишайниковый, листовато-лишайниковый и кустисто-лишайниковый подтипы. Для накипно-лишайникового подтипа характерны два экологических подразделения (класса) — макрохионофитный и микрохионофитный. К макрохионофитному классу этого подтипа относится смешанная охролехиево-пертузариевая формация, принадлежащая к эпигейно-лишайниковому подклассу (3 описания). Все описания этого подкласса приурочены к ландшафтному выделу «перевал». В микрохионофитный класс входит сборная ризокарпоново-лецидеевая формация, относящаяся к эпилитно-лишайниковому подклассу (2 описания) и приуроченная к ландшафтному выделу «хребет».

В листовато-лишайниковом подтипе представлен только микрохионофитный класс с эпилитно-лишайниковым подклассом, в сообществах которого господствуют виды родов *Parmelia, Hypogymnia, Umbilicaria.* Все 4 описания этого подтипа приурочены к низкогорному массиву.

Кустисто-лишайниковый подтип представлен большим количеством сообществ, относящихся к нескольким классам ассоциаций. К микрохионофитному классу относятся сообщества формации *Cetraria nivalis* из эпигейно-лишайникового подкласса, 5 описаний которого приурочены к ландшафтным выделам «плато», «низкогорье» и «хребет». К макрохионофитному классу кустисто-лишайникового подтипа относятся сообщества эпилитно-лишайникового подкласса с господством *Stereocaulon wrightii, S. botryosum, S. vesuvianum*, все 4 описания которого относятся к ландшафтному выделу «хребет». Сообщества с господством этих же эпилитных видов из рода *Stereocaulon* и эпигейных видов из родов *Cladonia* и *Cladina* (6 описаний) приурочены к выделам «хребет» и «низкогорье». Сообщества эпигейно-лишайникового подкласса с господством *Stereocaulon paschale, S. alpinum* и видов рода *Cladonia* (9 описаний) встречены в выделах «хребет» и «низкогорье».

К мезохионофитному классу ассоциаций этого подтипа относятся 4 описания из эпигейно-лишайникового подкласса с господством видов родов *Cladonia* и *Cladina*, встреченных в выделах «низкогорье», «перевал» и «хребет».

В районе исследований довольно широко распространены лишайниковые сообщества макрохионофитного класса ассоциаций с господством эпигейного кустистого лишайника *Cetraria delisei, Cetraria islandica* и видов из родов *Cladina, Cladonia, Stereocaulon.* К этому классу относятся 20 описаний (35% описаний лишайниковых сообществ) в основном из ландшафтного выдела «перевал», а также единичные описания из выделов «плато» и «хребет».

Таким образом, в районе перевала через хр. Искатень преобладают лишайниковые сообщества, принадлежащие к макрохионофитному классу (46 описаний, или 81% описаний лишайникового типа).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александрова В. Д. Геоботаническое районирование Арктики и Антарктики. Л.: Наука, 1977. 188 с. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. М.: Наука, 1983. 248 с. — *Макарова И. И.* Характеристика конкретных лихенофлор запада Чукотского полуострова // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 3. С. 351—361. — *Трасс Х. Х.* Элементы и развитие лихенофлоры Эстонии // Уч. зап. Тартуского гос. ун-та. 1970. № 9. С. 5—222. — *Юрцев Б. А.* Ботанико-географическая зональность и флористическое районирование Чукотской тундры // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 7. С. 945—964. — *Юрцев Б. А.* Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.: Наука, 1974. 159 с. — *Юрцев Б. А., Петровский В. В., Коробков А. А.* и др. Обзор географического распространения сосудистых растений Чукотской тундры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84. Сообщ. 1. Вып. 5. С. 111—122. Сообщ. 2. Вып. 6. С. 74—83. — *Poelt J.* Classification // The Lichens. N. Y.; London, 1973. P. 599—632.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 17 VII 1991

SUMMARY

A list of lichens (240 species) from the Middle part of the Iskaten mountain ridge is presented. The territory studied is located within the limits of the southern variant of northern hypoarctic tundra. It includes the middle and upper parts of the mountain tundra belt and also the seaside and continental regions of the range. The lichen flora is temperately arctic, with boreal, oceanic and continental features. Partial floras from different geomorphological parts of the district and typical plant communities are analysed. Lichen communities are also characterized.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.(821.1 + 824.1) : 582(352.6 + 381)

© 1992

Н. С. Снигиревская, Л. А. Богданова

НАХОДКА УСТЬИЦ И КСИЛЕМЫ У РАСТЕНИЙ РОДА *BARSASSIA* (*ASTEROXYLACEAE*, *LYCOPODIOPHYTA*) ИЗ СРЕДНЕГО ДЕВОНА КУЗНЕЦКОГО БАССЕЙНА И НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ СТОМАТОГРАФИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ДРЕВНИХ РАСТЕНИЙ

N. S. SNIGIREVSKAYA, L. A. BOGDANOVA. FINDING OF STOMATA AND XYLEM IN PLANTS OF THE GENUS *BARSASSIA* (*ASTEROXYLACEAE, LYCOPODIOPHYTA*) FROM THE MIDDLE DEVONIAN OF THE KUZNETS BASIN AND SOME QUESTIONS OF THE STOMATOGRAPHIC STUDY OF ANCIENT PLANTS

Впервые описываются устьица (актиноцитного типа) и ксилема у рода *Barsassia*, который предлагается рассматривать в сем. *Asteroxylaceae* (отдел *Lycopodiophyta*). Обсуждаются методические аспекты стоматографического исследования древних растений. Отмечаются перицитный и энциклоцитный типы устьиц у рода *Orestovia*.

Род *Barsassia* M. Zalessky был описан (Zalessky, 1933) из так называемой «барзасской рогожки» — разновидности каменного угля из среднего девона Кузнецкого бассейна. Первое упоминание *B. ornata* M. Zalessky nom. nud. имеется в статье «О составе материнского вещества углей Кузнецкого бассейна» (Залесский, Чиркова, 1931). В этой статье род *Barsassia* был отнесен к «плауновым». Однако позднее М. Д. Залесский (Zalessky, 1933) сближал его с представителями пор. *Psilophytales*, хотя отмечал иное, чем у псилофитов, строение эмергенцев *Barsassia*. Последующие исследователи чаще рассматривали *Barsassia* в группе incertae sedis (см., например, Основы палеонтологии, 1963).

Как отмечал Залесский (Zalessky, 1915), первые находки барзасских углей в виде отдельных обломков вне коренного залегания были сделаны геологами А. А. Снятковым и В. С. Панкратовым по берегу р. Томи, близ впадения в нее р. Спусковой. По месту находки уголь был назван томитом, затем переименован в барзассит (термин Ю. А. Жемчужникова; см. Ларищев, 1948), после того как был найден О. В. Кумпаном и В. А. Орестовым в коренном залегании по правому берегу р. Барзас (Ergolskaya, 1932). Было обнаружено 6 местонахождений барзасского угля по течению р. Барзас от устья до впадения в р. Яю: Камжальское, Дмитровское, Дедушкино, Бабья штольня, Устюжанинское, Осиновское, или Ербакское (Ergolskaya, 1936).

На основании особенностей петрографического состава и формы сохранения исходного растительного материала Залесский назвал барзасский уголь «сапромикситом», т. е. «гнилой слизью», считая, что он образовался из остатков ослизненных бурых водорослей, выброшенных на берег. Он различал 3 вида водорослей — *Himanthaliopsis sniatkovii* M. Zalessky (1915), который сближал с современным родом *Himanthalia* из порядка фукусовых, а позднее — еще *Orestovia antiqua* M. Zalessky nom. nud. и *Petzia devonica* M. Zalessky nom. nud. (Залесский, Чиркова, 1931). Впоследствии его точку зрения на происхождение барзасских сапромикситов разделял А. А. Ларищев (1948, 1966), называя их «альгинитопсилофитовыми». Однако Залесский (Zalessky, 1915) считал, что они произошли на суше, аЛарищев (1948) интерпретировал их как фации морских отложений.

З. В. Ергольская (Ergolskaya, 1936), в деталях изучившая барзасские угли из всех известных тогда местонахождений, убедительно показала, что в действительности они сложены только высшими растениями, в основном стеблями высшего растения *Orestovia* с хорошо выраженными ксилемой и устьицами, которые принимались Залесским и Ларищевым за скафидии водорослей. Сравнительно недавно ее мнение было подтверждено В. А. Красиловым (Krassilov, 1981), который обнаружил трахеиды и устьица у *Orestovia* в сканирующем электронном микроскопе.

Доказав принадлежность к высшим растениям и идентичность всех 3 родов (*Himanthaliopsis, Orestovia, Petzia*), описанных Залесским (Zalessky, 1915; Залесский, Чиркова, 1931), Ергольская (Ergolskaya, 1936) сохранила для рода название *Orestovia*, описав 2 вида — *O. petzii* Ergolsk. и *O. devonica* (M. Zalessky) Ergolsk. Обычно автором рода *Orestovia* считают Ергольскую (Основы палеонтологии, 1963), однако в действительности им является Залесский — *Orestovia* M. Zalessky ex Ergolsk. (см. Kräusel, Venkatachala, 1966). Согласно международным правилам номенклатуры (International..., 1988), для растений, отнесенных Ергольской к роду *Orestovia*, следовало бы сохранить название *Himanthaliopsis sniatkovii* M. Zalessky p. p. Однако, учитывая то, что название *Orestovia* широко вошло в практику палеоботанических исследований, его целесообразно законсервировать. Эпитет «sniatkovii», введенный при первоописании рода (Zalessky, 1915), необходимо сохранить. Предлагается комбинация *O. sniatkovii* (M. Zalessky) Snig. comb. nov. Соответственно названия *O. devonica* и *O. petzii* оказываются его синонимами. По-видимому, синонимами будут также *O. antiqua* и *Petzia devonica*, хотя не вполне ясно, что имел в виду под этими названиями Залесский. Однако, как следует из текста Ергольской, речь шла об остатках орестовии.

Orestovia M. Zalessky ex Ergolsk. nom. conserv. propon.

***O. sniatkovii* (M. Zalessky) Snig. comb. nov.** — *Himanthaliopsis sniatkovii* M. Zalessky, 1915 : 10, табл. I, *4*, *5*, *6*; табл. II, *1*, *2*, p. p. — *Orestovia petzii* Ergolsk. 1936 : 12, рис. 1, *a—e*; табл. I, *1*. — *O. devonica* (M. Zalessky) Ergolsk. 1936 : 12, рис. 1, *f—g*; рис. 2, 3, 5, 6; табл. I, *5*, *6*. Лектотип: табл. I, *5*; M. Zalessky, 1915; синтипы: табл. I, *4*, *6*; табл. II, *1*, *2*, l. c. Средняя Сибирь, Кузбасс, р. Томь, близ устья р. Спусковой (в некоренном залегании). Средний девон, живетский ярус, барзасская свита. Место хранения типов неизвестно.[1]

Каменные угли, подобные барзасским, открыты также в Казахстане (Любер, 1935; Волкова, 1961; Лапо и др., 1984), близ г. Красноярска (Ларищев, 1948, 1966), на Медвежьем о-ве и Тимане (Первухина, 1940), на Урале (Ларищев, 1947), на Земле Франца-Иосифа (Корженевская, 1957), в Воронежской обл. (Ищенко, Ищенко, 1980) и в Китае (Kräusel, Venkatachala, 1966). Описаны 2 вида *Orestovia* — *O. bazhenovii* Laristch. (Ларищев, 1948) и *O. voronejiensis* T. Istchenko et A. Istchenko (Ищенко, Ищенко, 1980). Они несколько отличаются от растений *Orestovia*, слагающих барзасские угли. Ни в одном из названных местонахождений не были отмечены остатки *Barsassia*. Однако они, по-видимому, не всегда распознаются в шлифах и вслед за Ергольской (Ergolskaya, 1936 : 19, рис. 4) интерпретируются как поперечные и продольные срезы стеблей *Orestovia*.

---

[1] R. Kräusel и B. S. Venkatachala (1966 : 217) на материале из Юннани (Китай) выделили неотип *O. devonica*, однако им является фрагмент отмацерированной ткани стебля не вполне ясной морфологии; по словам авторов, это «таллом, подобный *Spongiophyton*». Они считали *Orestovia* низшим растением и относили к группе спонгиофитов (сем. *Spongiophytaceae*).

Палеоботаники и углепетрографы, изучавшие барзасские угли, основное внимание уделяли роду *Orestovia*, который доминирует в массе растительных остатков, послуживших, как принято говорить, материнским веществом для образования угля. Род *Barsassia*, несмотря на прекрасную сохранность, оказался вне внимания специалистов. Он даже не упоминается в таких важных изданиях, как «Палеоботаника» А. Н. Криштофовича (1957), «Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени» (1970), и даже в «Основах палеоботаники» С. В. Мейена (1987).

Авторы настоящей статьи поставили перед собой две основные задачи: во-первых, решить вопрос о статусе рода *Barsassia* как высшего растения, а во-вторых, попытаться уточнить его родственные связи. Как известно, к достоверным признакам высшего растения на ископаемом материале помимо развития кутикулы относят наличие устьиц, структурированных элементов ксилемы и 3-лучевой апертуры в оболочке спор. Правда, по мнению E. Kovacs-Endrödy и W. R. Müller-Stoll (1990), отсутствие трахеид у рода *Promissum*, известного из лландовери или даже, возможно, верхнего ордовика Южной Африки, не является убедительным основанием для изъятия этого рода из группы высших растений.

Исследование в световом (СМ) и сканирующем электронном (СЭМ) микроскопах показало, что по крайней мере два важнейших признака, свойственных высшим растениям, у рода *Barsassia* имеются — это хорошо выраженные ксилема и устьица. Таким образом, второй углеобразователь барзассита также оказался высшим, возможно, земноводным растением. Что касается его родственных связей, то изучение морфологии и анатомии позволяет подтвердить предположение Залесского и Чирковой (1931) о родстве *Barsassia* с плауновидными; по внешней морфологии и габитусу он ближе всего к роду *Asteroxylon*. Пока не известны спороносные органы *Barsassia*, что мешает отождествить эти 2 рода.

Материал и методика

Материал для статьи был собран Л. А. Богдановой в отвалах старой штольни, в 200 м от берегового выхода угля, в г. Барзасе, по правому берегу р. Барзас, ниже моста с плотиной. К сожалению, замысел совместных палеоботанического и петрографического исследований барзасских углей не был осуществлен при жизни Л. А. Богдановой, впервые наблюдавшей в шлифах структурированные элементы ксилемы в стеблях *Barsassia*.

Остатки *Barsassia* исследовали в проходящем свете в СМ и СЭМ. При этом образцы угля отмывали в воде, обрабатывали смесью Шульце и перекисью водорода (от 40 мин до 5 сут). Остатки стеблей и отдельные листья с помощью препарировальных игл извлекали из угля и монтировали на объект-держателе СЭМ с помощью лака. Перед просмотром в СЭМ на образцы напыляли золото. Материал изучали с помощью СЭМ марки JSM-35c японской фирмы JEOL в кабинете электронной сканирующей микроскопии лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Ведущий инженер кабинета Н. В. Ченцова, старший инженер Л. А. Карцева. Фотографии выполнены Г. И. Петровой (БИН). Шлифы с углей и отдельных растений сделаны А. Ф. Петровым (БИН) и А. С. Чистяковой, О. И. Дудкиной, Т. Н. Николаевой (Всесоюзный геологический институт им. А. П. Карпинского, ВСЕГЕИ).

Обсуждение

Углефицированные остатки *Barsassia* встречаются в угле редко. Обычно они четко просматриваются в массе угля на поверхности отдельных образцов (табл. I, *1*, *1а*). Нередко встречаются довольно крупные фрагменты олиственных стеблей, в том числе их верхушечные части (табл. I, *2*, *2а*). Исследованные побеги не превышали 2.5 см шир., однако среди материалов Залесского были стебли до 3 см шир. Общий габитус растений, свойственный многим ископаемым и современным плауновидным, позволяет предположить, что стебель *Barsassia* был ползучим, приподнимающимся и, по-видимому, имел придаточные корни, которые пока не обнаружены. Проводящая система стебля изучена в шлифах с помощью СМ. Стебли были цилиндрическими, с центральным расположением проводящей системы. На продольных срезах хорошо видна (табл. I, *4*) ксилема, состоящая из спиральных и лестничных трахеид. Характер продольного рассечения ксилемы еще раз свидетельствует о принадлежности *Barsassia* к плауновидным; вполне вероятно, что стела ее, так же как у *Asteroxylon*, имела звездчатое строение, т. е. была актиностелой.

Листья у *Barsassia* имели форму равнобедренного треугольника; старые стебли за счет роста в толщину как бы растягивались в основании, принимая вид шипиков, чем напоминали, по словам Залесского (Zalessky, 1933), стебли псилофитов. Как он предполагал, пучок в листе *Barsassia* отсутствовал. Однако, как показывают шлифы (табл. I, *3*), листья у молодых растений и в верхушечной части растущих стеблей были мясистыми, довольно толстыми, с хорошо выраженным комплексом проводящих тканей в центре листовой пластинки. К сожалению, на прилагаемой фотографии строения пучка не видно. Оно ясно отображено в работе Залесского (Zalessky, 1915; цветная таблица в тексте, рис. *А*, фиг. справа), однако поперечные срезы листьев *Barsassia* интерпретировались им как ослизненные скопления водорослей, которые он определял как вид *Hymanthaliopsis sniatkovii*, близкий к современной водоросли *Himanthalia*.

Структура листьев, несмотря на своеобразную форму, вполне соответствует основному плану строения, известному у плауновидных карбона. С абаксиальной стороны по краю листа проходят довольно глубокие бороздки, которые, по-видимому, являются устьичными, хотя устьица в них пока не обнаружены. Между тем в средней части листовой пластинки и по краям разбросаны многочисленные, очень крупные, глубоко погруженные устьица (табл. II; рис. 1) с комплексом окружающих клеток, хорошо заметные при небольших увеличениях. Они создают ямчатую структуру поверхности, которая несколько усиливается в результате уплотнения листьев в процессе фоссилизации.

Наличие устьиц наряду с хорошо выраженной ксилемой убедительно свидетельствует в пользу принадлежности *Barsassia* к высшим наземным растениям, что постоянно было предметом дискуссий. Следует отметить, что открытие Л. А. Богдановой ксилемы послужило основанием для поиска устьиц, обнаружить которые оказалось сложно, так как они плохо распознаются в шлифах и редко сохраняются в полностью отмацерированных материалах, изучаемых в СЭМ.

Крупные устьица *Barsassia*, достигающие 100 мкм в диам., напоминают так называемые водные устьица у современных земноводных растений, например у *Nelumbo* Adans. (Снигиревская, 1964). Водные устьица значительно крупнее обычных устьиц, при этом они осуществляют активный газовый и водный обмен с выбрасыванием капельно-жидкой воды.

Устьица у *Barsassia* глубоко погруженные, с поверхности не просматриваются (табл. II; рис. 1, *а*), хотя их расположение улавливается по группе побочных клеток, радиально вытянутых вокруг ямок с погруженными в них устьицами. Кроме того, обычно даже после обработки смесью Шульце снаружи устьице прикрыто кристаллами, маскирующими замыкающие клетки. В плане они могут просматриваться только после удаления поверхностных эпидермальных и даже 1—2 слоев гиподермальных клеток (табл. II). Устьица актиноцитные (Баранова, 1987). При полной мацерации в полученной кутикуле на месте устьиц обычно остаются сквозные отверстия, редко — с обрывками замыкающих клеток (рис. 1, *б*).

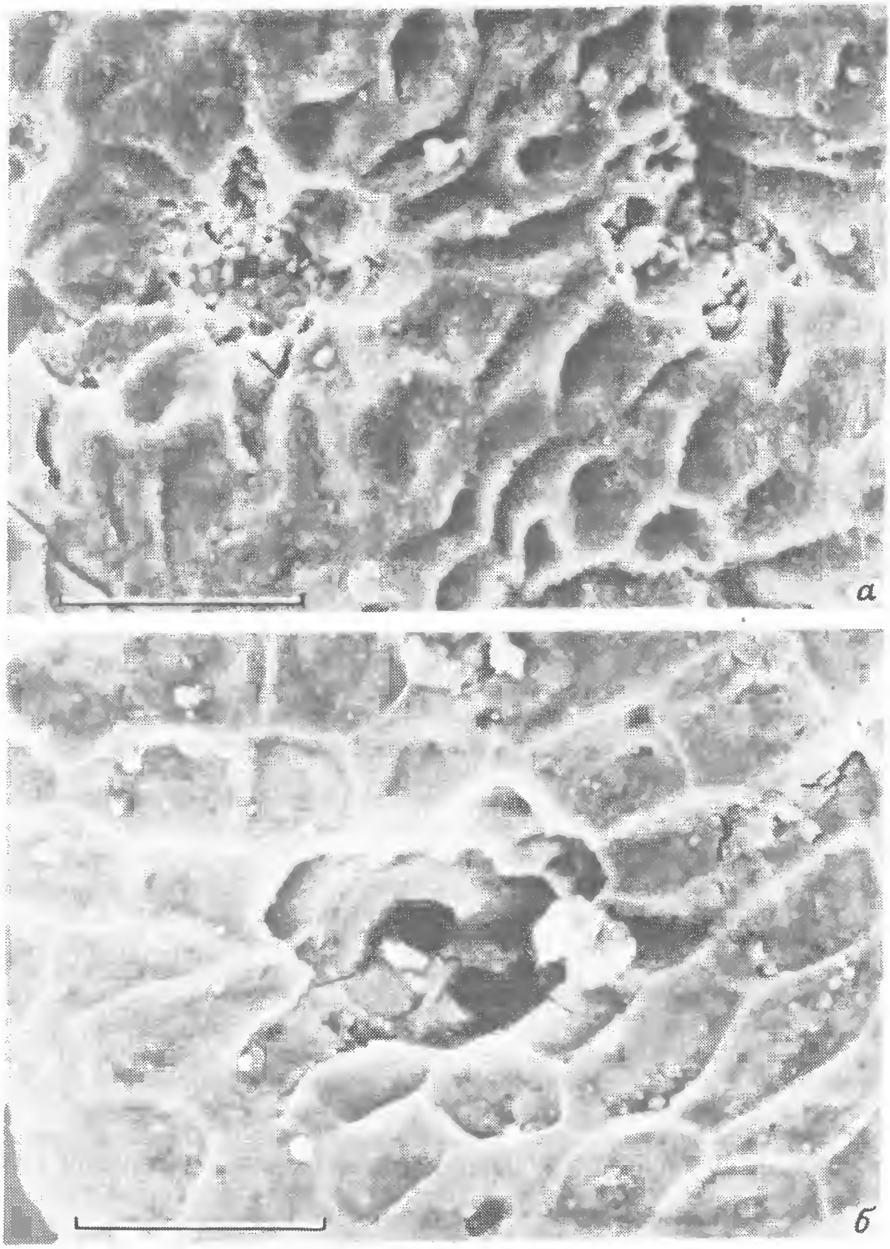


Рис. 1. *Barsassia ornata* (СЭМ).

а — общий вид участка абаксиальной поверхности листа с двумя ямками с погруженными устьицами, окруженными звездчаторасположенными побочными клетками актиноцитного типа устьичного аппарата; *б* — общий вид устьичного аппарата изнутри листа со стороны гиподермы, видны обрывки замыкающих клеток. Обр. 2/1169. *1, 2* — ×300. Масштабная линейка (*а, б*) — 100 мкм.

На основании полученных новых данных, подтверждающих статус высшего растения и достаточно всесторонне характеризующих род *Barsassia*, предлагается его дополненный диагноз, хотя пока не известны его спороносные органы. Общий габитус растений, характер расположения и свойственная плауновидным схема строения листьев, а также спиральная и лестничная поровость трахеид позволяют

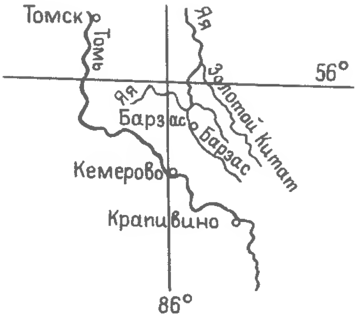


Рис. 2. Местонахождение *Barsassia ornata* в г. Барзасе.

со значительной долей уверенности относить род *Barsassia* к сем. *Asteroxylaceae*. В несколько более молодых среднедевонских отложениях красногорской свиты в кварцитах также по р. Барзас отмечено широкое распространение окремненных актиностелических стеблей (Ларищев, 1966), близких к *Asteroxylon mackiei* Kidst. et Lang. По-видимому, сем. *Asteroxylaceae* было широко распространено в девонских флорах Ангариды. В связи с новыми данными представляются необходимыми ревизия старых сборов и продолжение исследований по анатомии девонских растений не только в Кузбассе, но и в азиатской части СССР в целом.

Семейство *Asteroxylaceae*

Barsassia ornata M. Zalessky

(табл. I—II; рис. 1, 2)

Barsassia ornata M. Zalessky 1933, Bull. Acad. Sci. URSS, Cl. sci. mathem. et nat., 7 ser., 9 : 1387, fig. 1, 2. — *Barsassia ornata* M. Zalessky 1931, l. c. 2 : 270 nom. nud. — *Himanthaliopsis sniatkovii* M. Zalessky 1915, Mém. com. géol. N. s. 139 : 10, pl. A, fig. 4, p. p.

Диагноз. Травянистое растение, с многократно ветвящимся горизонтальным приподнимающимся цилиндрическим стеблем до 3 см в диам., густо покрытым спирально расположенными листьями, на молодых стеблях — мясистыми и черепитчато налегающими друг на друга, на более старых — пленчатыми и широко расставленными; на молодых побегах и в верхушечных частях стеблей листья имеют форму равнобедренного треугольника, до 5 мм выс. и 5 мм шир., с широким, объемлющим стебель основанием, с узкой оттопыренной верхушкой, которая на старых стеблях приобретает вид раздвоенного шипика около 1 мм выс.; на абаксиальной поверхности листа по краям наблюдаются устьичные (?) желобки, проходящие от основания к верхушке листовой пластинки, а также хорошо выраженная ямчатая структура, создаваемая глубоко погруженными устьицами актиноцитного типа; замыкающие клетки крупные, до 100 мкм дл. в плане, с устьичной апертурой около 11 мкм шир. и до 35 мкм дл.; побочные клетки (8—12) располагаются в виде 1-слойного кольца, несколько вытянуты радиально, при этом 1—2 ряда клеток эпидермы, расположенных кнаружи от них, также имеют тенденцию к радиальному удлинению; ксилема стебля состоит из спиральных и лестничных трахеид, вторичная ксилема отсутствует; наблюдается дифференциация проводящей ткани листа, мезофилл многослойный. Известен один вид.

Лектотип: фиг. I, M. Zalessky, 1933 : 1387. СССР, Средняя Сибирь, Кузнецкий угольный бассейн, р. Барзас, близ Дедушкиной горы; средний девон, живетский ярус, барзасская свита. Место хранения типа неизвестно.

Свойственная палеоботаникам осторожность в интерпретации напоминающих устьица эпидермальных структур древних растений связана с пониманием большой ответственности за сам акт признания за ними статуса высших, а также с приверженностью традиционной концепции их возникновения и широкой экспансии в начале девона. Однако нередко эта осторожность оказывается преувеличенной. Опыт изучения *Orestovia* (Zalessky, 1915; Залесский, Чиркова, 1931; Ergolskaya, 1932, 1936; Kräusel, Venkatachala, 1966; Снигиревская, 1971; Ищенко, Ищенко, 1980; Krassilov, 1981) показывает, что наблюдаемые в СМ устьица из-за их своеобразной структуры долгое время принимались за проблематичные образования или за скафидии водорослей, несмотря на то что сохранность материала была удовлетворительной, а наблюдаемые структуры достаточно хорошо различимыми.

Опыт последних лет позволяет сделать вывод о том, что устьица *O. voronejiensis* относятся к перицитному типу, известному у многих современных папоротников (Cotthem, 1970; Баранова, 1978). Особенность этого типа состоит в том, что пара замыкающих клеток целиком окружена одной побочной клеткой. Известны случаи, когда побочная клетка была в свою очередь окружена эпидермальной клеткой, в плане имеющей вид кольца. Впервые подобный тип устьичного аппарата был описан у *Anemia* (Prantl, 1881) и назван «stomata libera». D. D. Pant (1965) именовал его «Anemia», а J. T. Mickel и N. R. Lersten (1967) назвали его «floating stomates», т. е. плавающими устьицами. Термин «перицитный» ввел W. Van Cotthem (1970). В настоящее время перицитный тип устьиц известен только у папоротников (Cotthem, 1970; Fryns-Claessens, Cotthem, 1973) родов *Anemia* (*Schizaeaceae*), *Cyclophorus*, *Diblemma* и *Pyrrosia* (*Polypodiaceae*), *Monogramma* (*Vittariaceae*). Так называемая «капсула» (термин авторов вида) у *Orestovia voronejiensis* соответствует замыкающим клеткам перицитного устьичного аппарата. Следовательно, этот вид можно уверенно отнести к высшим растениям. У *O. sniatkovii* comb. nov. (Ergolskaya, 1936; табл. I, фиг. *3—5*) устьица энциклоцитного типа, т. е. пара замыкающих клеток окружена кольцом побочных клеток, число которых может быть разным (от 7 до 10 на приведенных Ергольской фотографиях). Встреченные у представителей родов *Barsassia* и *Orestovia* перицитный, актиноцитный и энциклоцитный типы устьиц являются очень древними и известными по крайней мере со среднего девона.

По мнению Ергольской (Ergolskaya, 1936), Ларищева (1948) и других геологов, накопление растительного материала и формирование каменных углей происходили в водных условиях (скорее всего, близ берега). Полученные данные о наличии устьиц и ксилемы у *Barsassia* и *Orestovia* свидетельствуют о том, что эти растения произрастали в условиях болот. Многочисленные находки каменных углей барзасского типа свидетельствуют о широком распространении в среднем карбоне на территории тропиков травяных болот с активным торфонакоплением. Можно с уверенностью констатировать, что это — древнейшие болотные экосистемы Земли.

В свете наблюдений над *Barsassia* и *Orestovia* представляется очень важным усовершенствовать методику изучения древних растительных остатков, в том числе дисперсных, с достаточно четкой дифференциацией эпидермы и при наличии щелевидных структур в кутикуле. Как правило, в результате применения традиционных методик мацерации только кутикула оказывается доступной для наблюдений. Между тем гиподермальные ткани и основная паренхима, даже если они сохраняются у ископаемых растений, безвозвратно теряются вместе с устьицами, погруженными в них. Очень важно сократить время мацерации, сделать процесс по возможности щадящим и проводить его под контролем, периодически просматривая материал под лупой в вытяжном шкафу. При этом для извлечения растительных тканей из породы наиболее эффективно применение не чистой плавиковой кислоты, а в смеси с соляной в соотношении 1 : 3 (Niklas, 1976) или даже 1 : 5.

Наличие апертур в кутикуле древних растений должно быть сигналом для тщательного целенаправленного поиска устьиц, так как пока не известны иные гомологичные им структуры (в том числе трихомные) идентичного строения в эпидерме наземных растений. У некоторых современных растений, в частности обитающих в условиях мангров, известны так называемые солевые железки (salt glands), которые при поверхностном рассмотрении сходны с устьицами (Seshavatharam, Srivalli, 1989). Однако эти сложно устроенные структуры также могут принадлежать только высшим растениям. Возможно, что они могли возникнуть и у древних растений, обитавших на морских побережьях в условиях, сходных с условиями современных мангровых зарослей.

Как видно из приведенных в статье иллюстраций, органы и ткани *Barsassia* сохранились очень хорошо, несмотря на углефикацию. Прекрасную сохранность имеют все ткани растения — эпидерма, гиподерма, основная паренхима, комплекс проводящих тканей в стебле и листьях. То же относится к роду *Orestovia.* Это подтверждает мнение Ергольской (Ergolskaya, 1936) о том, что барзасские угли были сложены не одними кутикулами, а целыми растениями, принадлежащими к подцарству высших. Складывается впечатление, что среди углеобразующих растений водоросли отсутствуют. Первый, кто выразил уверенность в том, что барзасские угли сложены остатками высших растений, был А. Н. Криштофович, консультациями которого Ергольская пользовалась при петрографических и палеоботанических исследованиях этих углей (Ergolskaya, 1936). К сожалению, впоследствии Ларищев (1948, 1966) вновь вернулся к ошибочной концепции Залесского (Zalessky, 1915) о принадлежности основных углеобразующих растений «барзасской рогожки» к низшим растениям, а именно бурым водорослям, введя понятие «альгинито-псилофитовый клярен». Вместе с тем он совершенно правильно предложил (Ларищев, 1948) сохранить для барзасских углей название «барзассит», введенное, по его мнению, Ю. А. Жемчужниковым, поскольку «кутикуловый липтобиолит» — термин, не соответствующий сущности этой разновидности каменного угля, сложенного не кутикулами, а целыми растениями — образователями растительности травяных болот среднего девона. Представляется наиболее верным мнение Ергольской (Ergolskaya, 1936), которая считала барзасские угли гумусовыми, что вполне укладывалось в традиционные представления и классификацию, предложенную для них H. Potonie (1920).

Опыт настоящего исследования и накопленные к нашему времени данные позволяют считать, что среди так называемых проблематичных растений палеозоя гораздо чаще, чем предполагается, можно встретить остатки высших растений, сигналом к поиску которых будут кутинизация и щелевидные апертуры в кутикуле. Есть основания надеяться на то, что применение щадящих методов обработки материала позволит по-новому оценить многие старые находки, ревизия которых представляется своевременной и актуальной.

Авторы благодарны М. А. Барановой за ряд ценных консультаций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова М. А. Основные типы устьичного аппарата // Жизнь растений. 1978. Т. 4. С. 14—15. — *Баранова М. А.* О стефаноцитном типе устьичного аппарата у цветковых // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 1. С. 59—62. — *Волкова И. Б.* О гальке псилофитовых углей (типа барзасских) на Кендерлыкском месторождении // ДАН СССР. 1961. Т. 141. № 3. С. 715—718. — *Залесский М. Д., Чиркова Е. Ф.* О составе материнского вещества углей Кузнецкого бассейна // Изв. АН СССР. Отд. матем. ест. наук. VII сер. 1931. Т. 4. С. 269—276. — *Ищенко Т. А., Ищенко А. А.* Новый вид рода *Orestovia* (*Thallophyta*) из среднего девона Воронежской антеклизы // Палеонтол. сборн. 1980. № 17. С. 79—82. — *Корженевская Е. С.* Находка кутикулового липтобиолитового угля на Земле Франца-Иосифа // Информ. бюл. НИИГА. 1957. № 1. С. 29—31. — *Криштофович А. Н.* Палеоботаника. Л.: Гостоптехиздат, 1957. 650 с. — *Лапо А. В., Кузнецова А. А., Слатвинская Е. А.* Новая находка гальки барзасситов и характер углеобразования в среднем девоне // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1984. Т. 4. С. 133—136. — *Ларищев А. А.* Угли типа барзасских на восточном склоне Северного Урала // Уч. зап. Томск. гос. ун-та. 1947. № 7. С. 126—131. — *Ларищев А. А.* К вопросу о природе углей барзасского типа // Уч. зап. Томск. гос. ун-та. 1948. № 11. С. 79—100. — *Ларищев А. А.* Природа исходного вещества ископаемых углей юры и девона Кузнецкого каменноугольного бассейна: Автореф. дис. ... докт. геол.-минер. наук. Томск, 1966. 42 с. — *Любер А. А.* Угли типа барзасских в юго-восточном Казахстане // Химия тверд. топл. 1935. Т. 6. Вып. 1. С. 14—17. — *Мейен С. В.* Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с. — *Основы* палеонтологии. Водоросли, мохообразные, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 638 с. — *Палеозойские* и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 424 с. — *Первухина А. Е.* Девонские угли северного Тимана // Сов. геол. 1940. Т. 8. С. 73—76. — *Снигиревская Н. С.* Материалы к морфологии и систематике рода *Nelumbo* Adans. // Флора и систематика высших растений. Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1964. Вып. 13. С. 104—172. — *Снигиревская Н. С.* Применение сканирующего электронного микроскопа в ботанике // Бот. журн. 1971. Т. 56. № 4. С. 549—558. — *Ergolskaya Z. V.* To the petrographic characteristics of the Barzas coals // Bull. United Geol. Prospect. Serv. USSR. 1932. Vol. 51. Fasc. 81. P. 1217—1230. — *Ergolskaya Z. V.* Petrographical examinations of the Barzas coals // Trans. Central. Geol. Prosp. Inst. 1936. Vol. 70. P. 5—54. — *Fryns-Claessens E., Van Cotthem W.* A new classification of the ontogenetic types of stomata // Bot. Rev. 1973. Vol. 39. N 1. P. 71—138. — *International* code of botanical nomenclature // Regnum vegetabile. 1988. Vol. 118. P. 1—328. — *Kovacs-Endrödy E., Müller-Stoll W. Promissum pulchrum* Kovacs 1986, an earliest Llandoverian or latest Ordovican psilophyte. Anatomical investigations of plant fossils // Abstr. III Int. Senckenberg. Conf. 1990. Frankfurt am Main, 1990. S. 10. — *Krassilov V. A. Orestovia* and the origin of vascular plants // Lethaia. 1981. Vol. 14. P. 235—250. — *Kräusel R., Venkatachala B. S.* Devonische Spongiophytaceen aus Ost- und Westasien // Senckenb. Leth. 1966. Bd 47. H. 3. S. 215—251. — *Mickel J. T., Lersten N. R.* Floating stomates (adetostomy) in Ferns: distribution and ontogeny // Am. J. Bot. 1967. Vol. 54. P. 1181—1185. — *Niklas K. J.* Morphological and ontogenetic reconstruction of *Parka decipiens* Fleming and *Pachytheca* Hooker from the Lower Old Red Sandstone, Scotland // Trans. Roy. Soc. Ed. 1976. Vol. 69. P. 483—499. — *Pant D. D.* On the ontogeny of stomata and other homologous structures // Plant Sci. Ser. Allahabad. 1965. Vol. 1. P. 1—24. — *Prantl K.* Untersuchungen zur Morphologie der Gefässkryptogamen. II. Die Schizaeaceen. Leipzig, 1881. 161 S. — *Potonie H.* Die Entstehung und der Kaustobiolithe überhaupt. VI Aufl. Berlin, 1920. 233 S. — *Seshavatharam V., Srivalli M.* Systematic leaf anatomy of some Indian mangroves // Proc. Indian Acad. Sci. 1989. Vol. 6. P. 557—565. — *Van Cotthem W.* Comparative morphological study of the stomata in the *Filicopsida* // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. 1970. Vol. 40. P. 81—239. — *Zalessky M. D.* Historie naturelle d'un charbon // Mem. Com. Geol. N. s. 1915. Livr. 139. P. 1—75. — *Zalessky M.* Observations vêgetaux nouveau Palaeozoiques // Bull. Acad. Sci. URSS. Cl. sci. mathem. natur. 1933. N 9. P. 1387—1390.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова
АН СССР
Всесоюзный геологический институт
им. А. П. Карпинского
Санкт-Петербург

Получено 5 VIII 1991

УДК 581.3 : 582.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

М. Ш. Ахалкаци, Г. Е. Гваладзе

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА *GALANTHUS NIVALIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

M. Sh. AKHALKATSI, G. E. GVALADZE. SEASONAL CHANGES OF AN EMBRYO SAC ULTRASTRUCTURE IN *GALANTHUS NIVALIS* (*AMARYLLIDACEAE*)

Исследована ультраструктура зародышевого мешка *Galanthus nivalis*, имеющего своеобразный цикл развития. Зародышевый мешок формируется осенью, оплодотворение же осуществляется весной. В результате сформированный зародышевый мешок значительный промежуток времени находится в неблагоприятных условиях, что обусловливает существование механизма адаптации женского гаметофита *G. nivalis* к сезонным холодам. На основе сравнительного изучения ультраструктуры осеннего и весеннего зародышевых мешков *G. nivalis* объяснен возможный механизм адаптации генеративных структур данного вида к неблагоприятным условиям существования.

Galanthus nivalis L. — подснежник белоснежный — принадлежит к числу эфемероидов, цветущих ранней весной (Горышина, 1969). Цветки появляются в марте—апреле. Вскоре после цветения и плодоношения отмирают все наземные части растения, остается лишь сидящая под землей луковица, в которой осенью (в октябре—ноябре) формируются цветоносы с зачатками цветков. В течение периода зимнего покоя они задерживаются в своем развитии и распускаются после таяния снега (Хохряков, 1968). Осенью формируется 7-клеточный зародышевый мешок Poligonum-типа (Erdelska, 1975; Gvaladze, 1983; Ворсобина, 1983). В отличие от большинства покрытосеменных, у которых оплодотворение следует непосредственно за процессами мегаспорогенеза, формирования и созревания зародышевого мешка, оплодотворение у этого вида осуществляется весной после перезимовки (Gvaladze, Akhalkatsi, 1988). Следовательно, сформированный зародышевый мешок длительное время находится в неблагоприятных условиях. Это должно обусловливать существование механизма адаптации женского гаметофита *G. nivalis* к сезонным холодам, что, надо полагать, отражается и на его субклеточной организации. Представляется интересным изучение ультраструктуры зародышевого мешка с подобным циклом развития с целью более глубокого понимания процессов адаптации генеративных структур к экстремальным условиям существования.

Для изучения этих вопросов нами проведен сравнительный анализ ультраструктурной организации осеннего и весеннего зародышевых мешков *G. nivalis*.

Материал и методика

Клубни *G. nivalis* были взяты в окр. г. Братиславы (ЧСФР) и окр. г. Ужгорода. Бутоны и раскрытые цветки были зафиксированы в ноябре и марте соответственно.

Для светооптического исследования материал фиксировали по Навашину (10 : 4 : 1), срезы 20—25 мкм толщ. окрашивали кислым гемалауном по Майеру. Просмотр и съемку постоянных препаратов проводили при иммерсии на микроскопе «Поливар» фирмы Рейхерт.

Для электронно-микроскопического исследования проводили обычную двойную фиксацию в глутаральдегиде-осмии. Материал заключали в эпон. Ультратонкие срезы получали на приборе ЛКБ-V. Для просмотра и съемки материала использовали трансмиссионный электронный микроскоп «Тесла БС-500».

Результаты исследования

Процессы мегаспоро- и мегагаметогенеза у *Galanthus nivalis* протекают в октябре—ноябре. В результате образуется зародышевый мешок Polygonum-типа, который содержит яйцеклетку, 2 синергиды, центральную клетку и 3 антиподы (табл. I, *1*). Длина зародышевого мешка в этот период составляет 150—170 мкм. В течение зимы размеры и структура зародышевого мешка остаются неизменными. Весной происходит увеличение длины зародышевого мешка до 500—700 мкм (табл. I, *2*) и наблюдается ряд структурных изменений.

Яйцеклетка в типичных случаях расположена между синергидами и несколько ниже их, так что ее базальный конец не соприкасается с оболочкой зародышевого мешка. Она имеет полярное строение. В базальной части присутствует крупная вакуоль, ядро же расположено в расширенной, богатой цитоплазмой апикальной части. Ядро имеет округлую форму. Нуклеоплазма яйцеклетки осеннего зародышевого мешка плотная. Хроматин преимущественно диффузный. Ядрышко одно, состоит в основном из фибриллярного компонента, содержит несколько вакуолеобразных зон. Ядерная оболочка местами расширенная, агранулярная, поры редкие. Гиалоплазма плотная, насыщена свободными рибосомами. Полисомы и липидные капли встречаются редко. Пластодом представлен немногочисленными слабо дифференцированными лейкопластами. Строма плотная, крахмальные зерна отсутствуют, встречаются небольшие пластоглобулы. Митохондрии многочисленные. Они имеют электронно-прозрачный матрикс и хорошо развитую систему крист. Аппарат Гольджи умеренно активен. Диктиосомы, расположенные по периферии клетки, продуцируют немногочисленные пузырьки Гольджи с фибриллярным содержимым (табл. I, *3*).

Преобладающим компонентом яйцеклетки осеннего зародышевого мешка является эндоплазматический ретикулум (ЭР), представленный (табл. I, *3*) длинными искривленными цистернами гранулярного ЭР (ГЭР), которые часто расположены параллельно друг другу (до 10), и трубчатыми элементами агранулярного ЭР (АЭР), которые встречаются в основном на периферии клетки. Наблюдается расширение полости элементов АЭР.

Яйцеклетка полностью окружена полисахаридной клеточной оболочкой (табл. I, *3*). Эта оболочка тонкая, состоит в основном из веществ матрикса (табл. I, *4*) и пронизана плазмодесмами. Плазмалемма волнистая. Присутствует небольшое периплазматическое пространство.

В яйцеклетке весеннего зародышевого мешка (табл. I, *5*) несколько увеличивается количество цитоплазмы, уменьшается плотность как нуклеоплазмы, так и гиалоплазмы, повышается число полисом и липидных капель. Крахмальные зерна в пластидах по-прежнему отсутствуют. Аппарат Гольджи становится малоактивным. Значительно снижается численность элементов ЭР. АЭР отсутствует. ГЭР представлен одиночными узкими цистернами. Клеточная оболочка сохраняет целостность и практически не претерпевает никаких изменений до момента оплодотворения (табл. I, *5*).

Синергиды имеют грушевидную форму и базальными концами упираются в микропилярный конец зародышевого мешка. В их апикальной части в отличие от типичного для покрытосеменных случая большая вакуоль отсутствует. Округлое ядро расположено в центре клетки.

Нуклеоплазма синергид осеннего зародышевого мешка плотная. В ядрышке преобладает фибриллярный компонент. Выявляется множество мелких вакуолеобразных зон. Ядерная оболочка несет немногочисленные рибосомы. Поры редкие. Гиалоплазма плотная. Часть свободных рибосом агрегирована в полисомы. Встречаются немногочисленные липидные капли неправильной формы (табл. I, *6*). Пластиды лишены крахмала, содержат пластоглобулы. Митохондрии имеют хорошо развитую систему крист. Аппарат Гольджи умеренно активен. ЭР представлен (табл. I, *6*) многочисленными трубочками АЭР и короткими цистернами ГЭР.

Синергиды, как и яйцеклетка, полностью окружены тонкой полисахаридной оболочкой. Симпластические связи осуществляются с яйцеклеткой и центральной клеткой. В микропилярной части плазмодесмы отсутствуют. Не выявляется и нитчатый аппарат (табл. I, *6*). Плазмалемма в основном плотно прилегает к оболочке. Местами присутствует небольшое периплазматическое пространство.

В синергидах весеннего зародышевого мешка обнаружен нитчатый аппарат (табл. I, *2*). На начальных этапах его формирования плазмалемма отходит от оболочки. В образовавшемся периплазматическом пространстве выявляются скопления фибриллярного вещества и витки мембран. Полностью сформированный нитчатый аппарат имеет веерообразную форму в виде протуберанцев. Он состоит из 2 структурных фаз: центральной — электронно-плотной, образованной из целлюлозных микрофибрилл, и периферической — более прозрачной, состоящей в основном из веществ матрикса. Аппарат Гольджи в период формирования нитчатого аппарата становится активным. Диктиосомы продуцируют большое число пузырьков Гольджи с фибриллярным содержимым, которые выявляются и вблизи от плазмалеммы. После формирования нитчатого аппарата митохондрии располагаются в основном по периферии клетки около плазмалеммы.

По сравнению с синергидами осеннего зародышевого мешка в синергидах весеннего сильнее развит ГЭР, но элементы АЭР почти полностью отсутствуют. Остальные органеллы мало изменены (табл. II, *1*).

Центральная клетка сильно вакуолизирована. Цитоплазма представлена в виде постенного слоя и отдельных тяжей. Выделяется крупный центральный тяж с полярными ядрами. Полярные ядра осеннего зародышевого мешка отдалены друг от друга (микропилярное полярное ядро расположено ближе к яйцевому аппарату, а халазальное — около антипод).

По структуре полярные ядра несколько отличаются друг от друга. Халазальное полярное ядро крупнее микропилярного и содержит больше вакуолеобразных зон в ядрышке. Они оба имеют несколько извилистую форму. Нуклеоплазма плотная, небольшие глыбки конденсированного хроматина распределены равномерно. Ядерная оболочка агранулярная, поры многочисленные.

Гиалоплазма невысокой электронной плотности. Свободные рибосомы многочисленные. Полисомы встречаются часто. Присутствует большое число липидных капель неправильной формы. Тилакоидная система в лейкопластах развита сильнее, чем в других клетках зародышевого мешка. Крахмальные зерна здесь также отсутствуют. Наблюдается контакт пластид с липидными каплями и цистернами ЭР. Митохондрии многочисленные, имеют хорошо развитую систему крист. Бóльшая их часть распределена по периферии клетки. Аппарат Гольджи активен. Преобладающим компонентом клетки является ЭР, представленный многочисленными расширенными цистернами и трубочками АЭР (табл. II, *2*) и длинными цистернами ГЭР, расположенными часто параллельно друг другу. Элементы ЭР контактируют с многочисленными микротельцами и липидными каплями. Микротельца сферической формы, с плотным матриксом, иногда с нуклеоидом. Кроме центральной вакуоли, в клетке присутствуют многочисленные мелкие вакуоли, содержащие витки мембран и пузырьки. Плазмалемма плотно прилегает к оболочке. Симпластические связи обнаруживаются с клетками яйцевого аппарата и с антиподами. Латеральная оболочка центральной клетки (чуть выше антипод) имеет множество крупных протуберанцев.

Слияние полярных ядер осуществляется в весеннем зародышевом мешке перед оплодотворением. В это время они сближаются и располагаются ближе к микропилярному концу. После их слияния образуется вторичное ядро центральной клетки. Оно имеет округлую форму. Ядерная оболочка имеет несколько волнистый контур. Нуклеоплазма низкой электронной плотности, хроматин преимущественно диффузный (табл. II, *3*). Ядрышко содержит множество вакуолеобразных зон. На этой стадии развития наблюдается повышение активности многих органелл. Около ядра появляются скопления лейкопластов различной формы, часто образующие инвагинации. Аппарат Гольджи становится активным. ЭР развит сильно, встречаются длинные цистерны ГЭР, расположенные параллельно друг другу (по 3—*5*). В околоядерной зоне встречаются отдельные скопления трубчатых элементов АЭР (табл. II, *3*). Присутствуют многочисленные микротельца и липидные капли сферической формы, которые иногда контактируют с вакуолями.

Антиподы расположены почти в один ряд. Антиподы осеннего зародышевого мешка слабо вакуолизированы. Ядро расположено в центре клетки, округлой формы. Нуклеоплазма плотная. Ядрышко состоит в основном из фибриллярного компонента. Ядерная оболочка агранулярная, поры редкие. Гиалоплазма высокой плотности. Свободные рибосомы и липидные капли встречаются редко. Пластиды и митохондрии малочисленные, имеют слабо развитую внутреннюю мембранную систему. Аппарат Гольджи малоактивен. Слабо развит ГЭР, представленный небольшими узкими цистернами, мембраны которых почти лишены рибосом. Элементы АЭР более многочисленные (табл. II, *4*). Присутствуют отдельные мелкие вакуоли с электронно-прозрачным содержимым. Антиподы окружены тонкими полисахаридными оболочками. Они образуют симпластические связи с центральной клеткой и друг с другом.

В весеннем зародышевом мешке у антиподов выявляются признаки активно функционирующих клеток, что выражается в повышении как числа, так и активности многих органелл. Ядро увеличивается в размере. Оно сильно хроматизировано. Ядрышко укрупняется. Ядерная оболочка становится гранулярной. Поры встречаются часто. Гиалоплазма плотная. Свободные рибосомы многочисленные. Липидные капли сферической формы, встречаются часто. Пластид и митохондрий становится больше. Они имеют более сильно развитую систему крист. Аппарат Гольджи умеренно активен (табл. II, *5*). ЭР развит сильно, преобладают расширенные элементы АЭР (табл. II, *5*). Центральная вакуоль отсутствует. Встречаются мелкие вакуоли с электронно-прозрачным содержимым, а также цитосегресомы и автолитические вакуоли, содержащие витки мембран. Плазмалемма в некоторых местах отходит от оболочки. В образовавшемся периплазматическом пространстве выявляются глыбки осмиофильного гранулярного вещества.

Обсуждение

Развитие генеративных структур у *Galanthus nivalis* приходится на неблагоприятный период года. Появившись в конце осени, зародышевый мешок перезимовывает в бутоне в состоянии покоя. Весной в нем возобновляются процессы активной жизнедеятельности. Чередование благоприятных и неблагоприятных для вегетации периодов, как правило, зависит от периодичности освещения, длительности дня, температуры и осадков. Для расселения и закрепления вида в определенном регионе необходимо, чтобы его жизненный цикл соответствовал ходу периодических явлений в окружающей среде. У большинства цветковых растений чередование периодов активности и покоя обусловлено генетически и координируется сдвигами в соотношении между стимулирующими и ингибирующими фитогормонами (Little, 1981; Little, Wareing, 1981).

Таким образом, наличие наследственно запрограммированного жизненного цикла у *G. nivalis* должно указывать на существование у него адаптационного механизма, защищающего от повреждений при регулярных наступлениях неблагоприятного сезона (в течение зимы репродуктивные структуры *G. nivalis* находятся под землей и защищены от сильных морозов, однако весной при наступлении фазы цветения, когда еще присутствует снежный покров, они подвергаются воздействию низких температур). Обычно адаптация к пониженным температурам носит временный характер. Например, известно (Larcher, 1954, 1970; Kol, 1968; Perry, 1971; Glerum, 1973, 1976), что в областях с сезонным климатом наземные части растения осенью приобретают «льдоустойчивость», а весной, когда распускаются почки, они утрачивают эту способность. Поэтому именно весенние заморозки более опасны для растений и могут привести к их гибели.

Таким образом, холодостойкость многолетних растений регулярно колеблется в течение года между минимальной в период вегетации и максимальной в зимнее время. Она вырабатывается растениями до наступления холодов в процессе так называемого закаливания.

Закаливание включает в себя ряд изменений в структуре и метаболической активности клеток, которые являются временными и характеризуются цикличностью (т. е. приурочены к климатическим ритмам). Эти изменения в основном сходны в разных типах клеток как вегетативных (Larcher, 1970), так и генеративных (Crevecoeur et al., 1983; Pargney, 1987) органов. Например, при низкой температуре не работают многие ферментативные системы, нарушаются процессы транскрипции, уменьшается степень окисления, обнаруживаются структурные изменения: вакуоли фрагментируются, полисомы образуются редко и т. д.

У *G. nivalis* нами обнаружено существенное различие в ультраструктурной организации осеннего и весеннего зародышевых мешков.

Как следует из вышесказанного, во всех клетках осеннего зародышевого мешка сильно развит ЭР, представленный участками параллельных цистерн ГЭР и пролиферированными элементами АЭР. По литературным данным, наличие участков эргастоплазмы, как правило, служит показателем протекающего здесь синтеза запасного белка (Figier, 1969), а сильное развитие АЭР может указывать на возможный синтез жироподобных веществ (Васильев, 1977). Следует отметить, что в камбиальных клетках повышение количества белка и липидов отмечено (Riding, Little, 1984) именно во время перехода в состояние зимнего покоя. В весеннем зародышевом мешке *G. nivalis* количество элементов ЭР резко сокращается, что указывает на цикличность пролиферации ЭР, вызванной, по всей вероятности, сезонными явлениями. Можно предположить, что у *G. nivalis* осенью происходит запасание питательных веществ, которые утилизируются в период зимнего покоя. Аналогичный процесс описан (Glerum, Balatinecz, 1980) и для других растений, которым свойствен зимний покой.

Наблюдаемую в весеннем зародышевом мешке активность отдельных клеточных органелл, по-видимому, можно рассматривать как процесс, подготавливающий зародышевый мешок к оплодотворению.

Следует указать, что зимний покой у растений разделяется исследователями (Altman, Dittmar, 1966; Larcher, Mair, 1969) на 3 периода: 1) подготовительную фазу, когда происходят закаливание растения и запасание питательных веществ, 2) фазу глубокого покоя, 3) завершающую фазу покоя, когда снова возобновляются процессы жизнедеятельности. Можно считать, что обнаруженные нами изменения в ультраструктуре зародышевого мешка *G. nivalis* в период перезимовки в целом совпадают с теми процессами, которые описаны у растений в ходе приспособления к зимним холодам.

Касаясь вопроса запасания питательных веществ, в изученном нами случае следует обратить внимание на почти полное отсутствие крахмала во всех клетках зародышевого мешка. Запасное вещество в данном случае представлено липидными каплями. Следует заметить, что отсутствие крахмала в пластидах зародыша *Zea mays* (Crèvecoeur et al., 1983) и в архегонии *Marsilea* (Ferrand et al., 1985) объясняется действием холода. В изученном нами случае данную особенность, по-видимому, следует отнести к ответной реакции растения на действие холода. В ходе метаболизма более энергоемкие липиды выделяют больше тепла, что, возможно, и способствует зимостойкости данного вида растения.

Среди структурных особенностей зародышевого мешка *G. nivalis* следует отметить наличие полной полисахаридной оболочки вокруг клеток яйцевого аппарата. Данный признак описан для ряда других растений, например *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968), *Epidendrum scutella* (Cocucci, Jensen, 1969), *Ornithogalum caudatum* (Tilton, 1981), *Scilla sibirica* (Bhandari, 1984) и *Papaver somniferum* (Bhandari et al., 1985).

Перед оплодотворением эта оболочка у большинства видов исчезает (Kapil, Bhatnagar, 1981), а у *G. nivalis* она сохраняется до момента оплодотворения. Не исключено, что наличие полной полисахаридной оболочки в данном случае обеспечивает лучшую защиту клеток яйцевого аппарата, тем более что утолщение клеточной оболочки в период зимнего покоя в других типах клеток рассматривается (Catesson, 1980; Riding, Little, 1984) как показатель приспособления растений к зимним холодам.

Заслуживает внимания тот факт, что в синергидах осеннего зародышевого мешка *G. nivalis* отсутствует нитчатый аппарат, который формируется лишь весной перед оплодотворением. Относительно функции, выполняемой нитчатым аппаратом, в литературе имеются различные и во многом противоречивые данные. Например, известно (Поддубная-Арнольди, 1976; Vannereau, 1978), что нитчатый аппарат играет важную роль в оплодотворении, способствуя вхождению пыльцевой трубки в зародышевый мешок. Обнаружена (Jensen, 1965; Van Went, 1970) хемотропная активность синергид, когда они выделяют в нитчатый аппарат вещества, притягивающие пыльцевую трубку. Существует, однако, и противоположное мнение (Newcomb, 1973; Mogensen, 1978), согласно которому нитчатый аппарат не играет никакой роли в процессе оплодотворения и, формируя структуры типа протуберанцев и увеличивая таким образом поверхность плазмалеммы, синергиды способствуют лишь усилению притока питательных веществ из окружающей среды. В таком случае сами синергиды выполняют функцию передаточных клеток, снабжающих зародышевый мешок питательными веществами.

Следует указать, что у *G. nivalis* образование нитчатого аппарата приурочено к процессу оплодотворения. С другой стороны, сформированный нитчатый аппарат у *G. nivalis* действительно увеличивает поверхность плазмалеммы. К тому же расположение митохондрий около плазмалеммы, возможно, указывает на протекание там активного транспорта веществ. Однако, несмотря на это, транспортную функцию, видимо, нельзя считать главной для нитчатого аппарата синергид *G. nivalis*, поскольку в таком случае следует ожидать появления нитчатого аппарата уже осенью, когда синергиды метаболически довольно активны и в них происходит запасание питательных веществ. По-видимому, главной функцией нитчатого аппарата *G. nivalis* является его участие в процессе оплодотворения. Вместе с тем не исключена возможность выполнения им и других побочных функций, что указывает на мультифункциональность как нитчатого аппарата, так и самих синергид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Ворсобина Л. И.* К эмбриологии подснежника белоснежного (*Galanthus nivalis* L., *Amaryllidaceae*) // VII Делегат. съезд ВБО. Тез. докл. Донецк, 1983. Л.: Наука, 1983. С. 259. — *Горышина Т. К.* Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 134 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 508 с. — *Хохряков А. П.* Подснежники // Химия и жизнь. 1968. № 3. С. 2—3. — *Altman L., Dittmer S.* Environmental biology // Fed. Amer. Soc. Exp. Biol. Bethesda. Maryland, 1966. P. 60—121. — *Bhandari N. N.* Embryology of angiosperms. Berlin: Springer-Verlag, 1984. S. 53—121. — *Bhandari N. N., Bhargava M., Sachdeva A.* The mature ovule of *Papaver somniferum* — a histochemical study // Phytomorphology. 1985. Vol. 35. N 1-2. P. 111-119. — *Catesson A. M.* The vascular cambium // Control of shoot growth in trees / Ed. by C. H. A. Little. JUFRO workshop proceedings, Maritimes forest research centre. Fredericton, NB. Canada, 1980. P. 12—40. — *Cocucci A. E., Jensen W. A.* Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella* // Kurtziana. 1969. Vol. 5. N 1. P. 23—38. — *Crèvecoeur M., Deltour R., Bronchart R.* Effect of subminimal tèmperature on physiology and ultrastructure of *Zea mays* embryo during germination // Can. J. Bot. 1983. Vol. 61. N 4. P. 1117—1125. — *Erdelska O.* The occurrence of two functioning megaspores in the ovules of *Galanthus nivalis* L. // Biol. Plant. 1975. Vol. 17. N 3. P. 311—313. — *Ferrand M., Chenou E., Kuligowski J.* Ultrastructure de l'oosphère et du zygote du *Marsilea vestita* apès un faible abaissement de tempèrature // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. N 5. P. 859—866. — *Figier J.* Incorporation de glycine—^{3}H chez les glandes rètiolaires de *Mercurialis annua* L. Étude radioautographique en microscopic èlectronique // Planta. 1969. T. 87. N 4. P. 275—289. — *Glerum C.* Annual trends in forest hardiness and electrical impedance for seven coniferous species // Can. J. Plant Sci. 1973. Vol. 53. N 5. P. 881—889. — *Glerum C.* Frost hardiness of forest trees // Tree physiology and yield improvement. N. Y.: Acad. Press, 1976. P. 403—402. — *Glerum C., Balatinecz J.* Formation and distribution of food reserves during autumn and their subsequent utilization in jack pine // Can. J. Bot. 1980. Vol. 58. N 1. P. 40—54. — *Gvaladze G. E.* Ultrastructural study of embryo sac of *Galanthus nivalis* L. // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants. Bratislava, 1983. P. 203—205. — *Gvaladze G. E., Akhalkatsi M. Sh.* Ultrastructure of autumn and spring embryo sac of *Galanthus nivalis* L. //

Ann. Sci. L'ARERS. Neu. Coll. Int. Cyt. Rep. Sex. Pl. Suppl., 1988. N 23. P. 152—154. — *Jensen W. A.* The ultrastructure and composition of the egg and central cell of cotton // Amer. J. Bot. 1965. Vol. 52. N 8. P. 781—797. — *Kapil R. N., Bhatnagar A. K.* Ultrastructure and biology of female gametophyte in flowering plants // Int. Rev. Cytol. 1981. Vol. 70. P. 291—341. — *Kol E.* Kryobiologie. I. Kryovegetation. Stuttgart, 1968. 214 S. — *Larcher W.* Die Kälteresistenz mediterraner Immergrünnen und ihre Beeinflußbarkeit // Planta. 1954. Bd 54. H. 5. S. 607—638. — *Larcher W.* Kälteresistenz und Überwinterungsvermögen mediterraner Holzpflanzen // Oecol. Plant. 1970. Bd 5. H. 2. S. 267—286. — *Larcher W., Mair B.* Die Temperaturresistenz als ökophysiologisches Konstitutionsmerkmal. I. *Quercus ilex* und andere Eichenarten des Mittelmeergebietes // Oecol. Plant. 1969. Bd 4. H. 2. S. 347—376. — *Little C. H. A.* Effect of cambial dormancy state on the transport of (I-^{14}C) indol-3-ylacetic acid in *Abies balsamea* shoots // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 2. P. 342—348. — *Little C. H. A., Wareing P.* Control of cambial activity and dormancy in *Picea sitchensis* by indol-3-ylacetic and abscisic acids // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59. N 6. P. 1480—1493. — *Mogensen H. L.* Synergids of *Proboscidea lousianica* (*Martineaceae*) before fertilization // Phytomorphology. 1978. Vol. 28. N 1. P. 114—122. — *Newcomb W.* The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51. N 5. P. 863—878. — *Pargney J. C.* Etude ultrastructurale de l'elongation des tubes polliniques angiospermiens effect d'un brusque refroidissement au cours de la germination «in vitro» // Phytomorphology. 1987. Vol. 37. N 2-3. P. 215—224. — *Perry T. O.* Dormancy of trees in winter // Science. 1971. Vol. 171. N 4017. P. 29—36. — *Riding R. T., Little C. H. A.* Anatomy and histochemistry of *Abies balsamea* cambial zone cells during the onset and breaking of dormancy // Can. J. Bot. 1984. Vol. 62. N 12. P. 2570—2579. — *Schulz S. R., Jensen W. A. Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 7. P. 807—819. — *Tilton V. R.* Ovule development in *Ornithogalum caudatum* (*Liliaceae*) with a review of selected papers on angiosperm reproduction. IV. Egg apparatus structure and function // New Phytol. 1981. Vol. 88. N 3. P. 505—531. — *Vannereau A.* Etude ultrastructurale du complex micropilaire du sac embryonaire adulte de *Plantago lanceolate* L. // Bull. Soc. Bot. France. 1978. T. 125. N 1-2. P. 201—205. — *Von Went J. L.* The ultrastructure of the synergids of *Petunia* // Acta bot. Neer. 1970. Vol. 19. N 2. P. 121—127.

Институт ботаники АН Грузии
Тбилиси

Получено 18 VI 1991

УДК 581.81 : 576.311.34

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

Т. А. Платонова, Н. П. Кораблева

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОК РАЗЛИЧНЫХ ЗОН АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПОКОЯЩИХСЯ КЛУБНЕЙ *SOLANUM TUBEROSUM* (*SOLANACEAE*)

T. A. PLATONOVA, N. P. KORABLYOVA. ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF CELLS FROM THE DIFFERENT ZONES OF THE APICAL MERISTEMS IN DORMANT TUBERS OF *SOLANUM TUBEROSUM* (*SOLANACEAE*)

Электронно-микроскопическими и морфометрическими методами изучали ультраструктурные особенности клеток различных зон апикальных меристем клубней картофеля в покое. Показаны количественные и качественные различия в тонкой структуре отдельных внутриклеточных органелл между зонами апикальных меристем, что, вероятно, связано с различной морфогенетической и функциональной ролью этих зон в процессе онтогенеза растения.

В Институте биохимии им. А. Н. Баха АН СССР проводится изучение биохимических механизмов регуляции покоя у картофеля с помощью природных и химических регуляторов роста с целью предотвращения преждевременного прорастания и повышения устойчивости к болезням и неблагоприятным факторам (Метлицкий, Кораблева, 1965; Кораблева, 1978; Ладыженская и др., 1987). Особый интерес при этом представляют апикальные меристемы (точки роста)

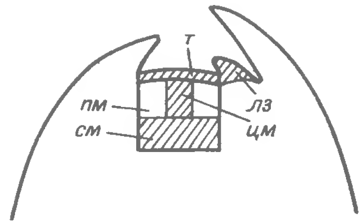


Схема строения апикальной меристемы (Кораблева, 1961; Clowes, MacDonald, 1987).

т — туника, *цм* — центральная меристема, *пм* — периферическая меристема, *лз* — листовой зачаток, *см* — стержневая меристема.

клубней картофеля, обладающие, несмотря на очень маленькие размеры, значительной физиологической разнородностью, которую трудно выявить с помощью обычных биохимических методов.

В связи с этим представляется перспективным ультраструктурное изучение апикальных меристем клубней картофеля в покое, при прорастании и под действием природных и синтетических регуляторов роста. Следует отметить, что из-за сложности объекта исследования в литературе имеется очень мало информации о тонкой структуре клеток апикальных меристем клубней в норме и под действием тех или иных факторов (Marinos, 1967; Шатило, 1985; Шатило и др., 1988).

Настоящая статья посвящена сравнительному изучению некоторых особенностей ультраструктуры клеток различных зон апикальных меристем клубней картофеля, находящихся в состоянии глубокого покоя.

Материал и методика

Объектом исследования служили отпрепарированные под микроскопом МБС-2 точки роста безвирусного картофеля сорта «Бронницкий». Апикальные меристемы состоят из нескольких зон, показанных на схеме (Кораблева, 1961; Clowes, MacDonald, 1987), каждая из которых обладает специфической морфогенетической функцией (см. рисунок).

Для сравнительного изучения были взяты клетки туники, центральной, периферической и стержневой меристем, основания листового зачатка. Для электронно-микроскопического изучения образцы фиксировали в 2.5%-м глутаровом альдегиде, приготовленном на 0.1 М фосфатном буфере, pH = 7.1—7.2, дофиксировали в 1%-м растворе OsO_4, обезвоживали в серии спиртов и ацетоне, затем заключали в эпоксидную смолу ЭПОН-812 (Luft, 1961). Срезы, полученные на ультрамикротоме LKB-3, помещали на предварительно покрытые формваровой пленкой и напыленные углем бленды, контрастировали солями свинца по T. Sato (1968) или цитратом свинца по E. S. Reynolds (1963) и просматривали в электронном микроскопе JEM-7A. Для получения количественных данных, характеризующих те или иные стороны организации клеток различных зон апикальных меристем клубня картофеля, использовали методы морфометрии (Аветисова, Стефанов, 1979). Для определения числа и относительной площади (относительного объема) органелл использовали по 25—30 электронно-микроскопических фотографий клеток каждой из изучаемых зон апикальных меристем с конечным увеличением ×30 000. Морфометрическую сетку с шагом 1 см накладывали на фотографии и подсчитывали общее число точек по всей клетке (общий объем клетки), в цитоплазме (без вакуолей) — общий объем цитоплазмы и число точек, попавших на изображение определенных внутриклеточных структур — пластид, митохондрий, вакуолей, крахмальных включений. Относительный объем органелл (в % от объема клетки или цитоплазмы) вычисляли как отношение числа точек, попавших на изображение органеллы, к числу точек в клетке или цитоплазме. Для определения поверхностной плотности рибосом подсчитывали их число на квадрат сетки (в среднем по 10 квадратов в 10—12 клетках из разных вариантов опыта). Статистическая обработка результатов проведена на основе общепринятых формул математической статистики (Гордон, Форд, 1976). В данной работе принят 95%-й уровень доверительности.

Средние относительные объемы, число органелл и поверхностная плотность рибосом в клетках различных зон точек роста клубней картофеля (в покое)

Зоны точек роста	Клетки (общий объем)	Цитоплазма (общий объем)	Вакуоли				Митохондрии				Пластиды					Поверхностная плотность рибосом
			число на срезе	общий объем	объем одной вакуоли	% от объема клетки	число на срезе	общий объем	объем одной митохондрии	% от объема цитоплазмы	число на срезе	общий объем	объем одной пластиды	% от объема цитоплазмы	общий объем крахмала	
Туника	117± ±10	112± ±10	2.2± ±0.4	4.4± ±0.9	1.9± ±0.4	3.8± ±0.9	2.7± ±0.5	4.4± ±0.5	2.0± ±0.3	4.0± ±0.1	2.0± ±0.3	10.2± ±1.5	5.8± ±0.8	11±2	—	20.3± ±0.6
Центральная меристема	164± ±13	134± ±14	3.8± ±0.3	31± ±5	4.0± ±0.3	19.0± ±4	4.3± ±0.4	5.1± ±0.4	1.2± ±0.1	2.0± ±0.1	2.4± ±0.3	17.0± ±1.0	8.0± ±0.8	13.0± ±1.5	7.0± ±1.0	18.0± ±0.5
Стержневая меристема	233± ±19	149± ±19	2.3± ±0.4	84± ±0.4	41±4	36±7	2.3± ±0.4	3.3± ±0.5	1.5± ±0.4	2.0± ±0.4	3.7± ±0.4	27± ±0.3	8.2± ±0.6	18±3	23±3	15.0± ±0.5
Основание листового зачатка	144± ±8	88± ±10	5.8± ±0.5	56± ±7.5	9.8± ±0.8	39±6	4.0± ±0.6	5.4± ±0.4	1.1± ±0.1	5.0± ±0.8	2.7± ±0.5	16.7± ±0.5	7.7± ±0.5	19±2	4.8± ±0.8	21.1± ±1.0

Результаты и обсуждение

Согласно нашим наблюдениям, несмотря на имеющееся сходство по основным признакам тонкого строения клеток различных зон апикальных меристем клубней картофеля, связанное с их функциональной взаимозаменяемостью (Ростовцева, 1969), клетки изученных зон точек роста клубней имели и ряд особенностей.

Клетки туники (поверхностного слоя центральной меристемы) (табл. I, *1*) имели крупные ядра с большими ядрышками и насыщенную рибосомами цитоплазму. Поверхностная плотность рибосом составила 20.3±0.6 (см. таблицу). Крупные вакуоли отсутствовали, однако наблюдались мелкие вакуоли (или превакуолярные тела) с хлопьевидным электронно-плотным содержимым (табл. I, *1*, *2*). Их общий объем (в % от объема клетки) был невелик и составлял 3.8±0.9. Бескрахмальные пластиды (лейкопласты) разной величины — от совсем мелких до довольно крупных — имели плотный матрикс, в связи с чем в нем не всегда хорошо просматривались рибосомы, однако хорошо выделялся сильно развитый периферический пластидный ретикулум в виде светлых пузырьков или отдельных электронно-прозрачных тяжей (табл. I, *1*, *3*). Элементы пластидного ретикулума представляют собой инвагинации внутренней мембраны пластидной оболочки. Предполагается, что степенью развития пластидного ретикулума определяется интенсивность обмена между пластидой и цитоплазмой. У некоторой части пластид в матриксе наблюдались отдельные элементы внутренней мембранной системы, чаще в виде одного мембранного ряда (табл. I, *1*). Встречались чашевидные пластиды с инвагинациями, в результате чего части цитоплазмы или вакуоли оказывались заключенными внутри пластиды (табл. I, *3*). Митохондрии в клетках были некрупными, имели слабо развитые кристы (табл. I, *3*).

Клетки центральной меристемы заметно крупнее клеток туники (табл. II, *1*). Ядра в них такие же, как в клетках туники. Поверхностная плотность рибосом здесь несколько ниже, однако в цитоплазме встречаются отдельные тяжи гранулярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). В этих клетках значительно возрастает общий объем вакуолей за счет увеличения как числа вакуолей в цитоплазме, так и объема каждой вакуоли (см. таблицу; табл. II, *1*), в результате чего возрастает общая протяженность тонопласта. В клетках появляются по 1—2 крупные вакуоли с компактными электронно-плотными включениями больших размеров. Заметные изменения происходят в пластидном аппарате. Увеличивается общий объем пластид (см. таблицу), они становятся крупнее и в них появляются довольно большие крахмальные зерна (табл. II, *1—3*). Структура пластид становится сложнее. Наблюдаются пластиды, содержащие наряду с крахмалом мелкие липидные и крупные белковые включения (табл. II, *1*, *2*). Встречаются пластиды, внутренняя мембранная система которых представлена так называемым трубчатым комплексом, состоящим из трубочек одного диаметра, соединенных друг с другом и образующих единую систему (табл. II, *3*). Полагают, что эта разновидность внутренней мембранной системы обеспечивает пластидам способность осуществлять биосинтез ряда веществ, в частности терпеноидных соединений (Васильев, 1970, 1977). В клетках центральной меристемы можно увидеть довольно крупные пластиды, делящиеся перетяжкой (табл. II, *2*). Подобные деления уже вполне дифференцированных пластид описаны в литературе (Possingham, 1980; Холодова, Болякина, 1983). По-прежнему в этой зоне попадаются пластиды с инвагинациями. Объем митохондрий в клетках и их структура по сравнению с клетками туники не меняются.

При переходе из области центральной в область стержневой меристемы объем клеток возрастает за счет еще большего увеличения общего объема вакуолей (см. таблицу). Содержимое вакуолей становится более диспергированным. Пластиды в этой области меристемы становятся менее дифференцированными. Они почти целиком заполняются крахмалом и становятся типичными амилопластами (табл. III, *1*). В их матриксе уже не просматриваются элементы внутренней мембранной системы и слабо развит пластидный ретикулум. Подобная структура пластид свидетельствует о том, что они становятся менее функционально активными. Поверхностная плотность рибосом в клетках этой зоны еще ниже, чем в предыдущих зонах (см. таблицу). Структура и общий объем митохондрий меняются мало.

Клетки из основания листового зачатка отличаются прежде всего большей, чем у всех описанных выше, поверхностной плотностью рибосом (21±1), однако ГЭР развит здесь слабо. Кроме того, в клетках листового зачатка наблюдаются более полиморфный, чем во всех других изученных зонах, пластидный аппарат и его более сильно выраженная дифференцировка. Некоторая часть пластид содержит небольшие крахмальные зерна, другие пластиды бескрахмальные, но имеют крупные белковые включения, сильно развитый пластидный ретикулум и отдельные элементы внутренней мембранной системы (табл. III, *2*, *3*). Встречаются делящиеся пластиды и пластиды с трубчатым мембранным комплексом. Появляются в клетках и довольно крупные лейкопласты с зачатками ламеллярной системы хлоропластов (табл. III, *4*), состоящей как из одиночных тилакоидов, так и из отдельных гран, т. е. в этой области апикальной меристемы пластиды, как нигде, приобретают черты вполне определенной физиологической направленности, связанной с образованием листа. Вакуолярная система в клетках основания листового зачатка представлена как небольшими превакуолярными телами, так и крупными вакуолями с большими электронно-плотными округлыми включениями (табл. III, *3*). Общий объем вакуолей здесь больше, чем в других зонах меристемы. Отличительной особенностью цитоплазмы клеток листового зачатка является также наличие в ней микротел с кристаллическим ромбоидальным содержимым. Ядра по-прежнему крупные с большими ядрышками.

Проведенное сравнительное изучение ультраструктуры клеток 4 зон апикальных меристем покоящихся клубней картофеля показало, что имеют место определенные различия в числе, объеме и тонкой структуре отдельных внутриклеточных органелл, особенно вакуолей и пластид, а также в поверхностной плотности рибосом между зонами точек роста клубней картофеля. Наиболее выраженные признаки дифференцировки по этим параметрам обнаруживают клетки центральной меристемы и основания листовых зачатков, что может, по-видимому, свидетельствовать о большей метаболитической активности этих зон апекса клубня картофеля в состоянии покоя. Подобные различия в ультраструктуре отдельных областей апикальных меристем стебля отмечаются и другими авторами на самых разных объектах (Атлас..., 1972; Lyndon, Robertson, 1976; Гукасян, Миляева, 1983, 1986; Шатило, 1985; Шатило и др., 1988). Однако эти различия неоднозначны и сильно зависят как от самого объекта, так и от исследуемой зоны меристемы. Отмеченные ультраструктурные особенности различных зон апикальных меристем, вероятно, связаны с различной морфогенетической и функциональной ролью этих зон в процессе онтогенеза растений.

Полученные нами данные по ультраструктурным особенностям клеток различных зон апикальных меристем клубней картофеля в состоянии покоя будут основой для последующего изучения внутриклеточных изменений в различных зонах апекса при прорастании и под действием природных и химических регуляторов роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисова Л. В., Стефанов С. Б. Применение морфометрии в исследованиях ботанических объектов // Биол. науки. 1979. № 4. С. 103. — *Атлас* ультраструктуры растительных клеток. Петрозаводск: Изд-во КФ АН СССР, 1972. 180 с. — *Васильев А. Е.* О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке // Раст. ресурсы. 1970. Т. 6. Вып. 1. С. 29—45. — *Васильев А. Е.* Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л.: Наука, 1977. 208 с. — *Гордон А., Форд Р.* Спутник химика. М.: Мир, 1976. 600 с. — *Гукасян И. А., Миляева Э. Л.* Некоторые особенности ультраструктуры клеток различных зон стеблевой апикальной меристемы рудбексии двуцветной // Матер. V Всес. симп. по ультраструктуре растений. Кишинев: Штиинца, 1983. С. 60. — *Гукасян И. А., Миляева Э. Л.* Особенности ультраструктуры различных зон стеблевой апикальной меристемы рудбексии // ДАН СССР. 1986. Т. 291. № 2. С. 502—505. — *Кораблева Н. П.* Действие облучения на анатомо-морфологические особенности точек роста клубней картофеля // ДАН СССР. 1961. Т. 137. № 2. С. 454—457. — *Кораблева Н. П.* О механизме действия фитогормонов на синтез нуклеиновых кислот и белка // Рост растений. Первичные механизмы. М.: Наука, 1978. С. 147—177. — *Ладыженская Э. П., Сухова Л. С., Кораблева Н. П.* Пути реализации физиологического эффекта фитогормонов при регуляции состояния покоя // Физиология и биохимия культурных растений. Киев: Наукова думка, 1987. С. 567—573. — *Метлицкий Л. В., Кораблева Н. П.* Биохимия покоя запасающих органов растений. М.: Наука, 1965. 90 с. — *Ростовцева З. П.* Верхушечная меристема. М.: Изд-во МГУ, 1969. 80 с. — *Холодова Ю. П., Болякина Ю. П.* Ультраструктурная организация и запасные продукты пластид запасающей паренхимы корня сахарной свеклы // Физиол. раст. 1983. Т. 30. Вып. 2. С. 213—221. — *Шатило В. И.* Изменение ультраструктуры клеток меристемы картофеля при культивировании in vitro // Вестн. с.-х. науки. 1985. № 3. С. 131—133. — *Шатило В. И., Морозова С. Е., Мелик-Саркисов О. С.* Действие гибберелловой кислоты и кинетина на ультраструктуру апикальных меристем картофеля // Физиол. раст. 1988. Т. 35. № 1. С. 150—157. — *Clowes F. A. C., MacDonald M. M.* Cell cycling and the fate of potato buds // Ann. Bot. 1987. Vol. 59. N 2. P. 141—148. — *Luft J. H.* Improvement in epoxy resin embedding methods // J. Biophysic. Biochem. Cytol. 1961. Vol. 9. N 2. P. 409—414. — *Lyndon R. F., Robertson E. S.* The quantitative ultrastructure of the *Poa* shoot apex in relation to leaf initiation // Protoplasma. 1976. P. 387—402. — *Marinos N. G.* Multifunctional plastids in the meristematic region of potato tuber buds // J. Ultrastruct. Res. 1967. Vol. 17. P. 91—113. — *Possingham I. V.* Plastid replication and development in the life cycle of higher plants // Ann. Rev. Plant Physiol. 1980. Vol. 31. P. 113. — *Reynolds E. S.* The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy // J. Cell Biol. 1963. Vol. 77. N 1. P. 208—210. — *Sato T.* A modified method for lead staining of thin sections // J. Electron. Microscopy (Tokio). 1968. Vol. 17. P. 158—159.

Институт биохимии
им. А. Н. Баха
АН СССР
Москва

Получено 20 III 1991

УДК 582.33(470.23) © Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

А. Д. Потемкин

БЕСХЛОРОФИЛЛЬНЫЙ МИКОТРОФНЫЙ ПЕЧЕНОЧНИК *CRYPTOTHALLUS MIRABILIS* (*ANEURACEAE, HEPATICAE*) ПОД ЛЕНИНГРАДОМ

A. D. POTEMKIN. THE ACHLOROPHYLLOUS MYCOTROPHIC LIVERWORT *CRYPTOTHALLUS MIRABILIS* (*ANEURACEAE, HEPATICAE*) IN THE NEIGHBOURHOOD OF LENINGRAD

Cryptothallus mirabilis найден под Ленинградом через 52 года после предыдущей находки в этом регионе. Данное указание — 4-е для СССР. Приводятся подробное описание вида, его важнейшие диагностические признаки, особенности изученных растений, данные по экологии и географическому распространению.

Cryptothallus mirabilis Malmb. — уникальный представитель мохообразных — бесхлорофилльный микотрофный [1] печеночник, растущий, как правило, под моховой дерниной. Монотипный род *Cryptothallus* Malmb. занимает обособленное положение в сем. *Aneuraceae* порядка *Metzgeriales*. От других представителей семейства он отличается отсутствием хлорофилла на всех стадиях развития (Hill, 1969; Sigee, 1969) и связанным с этим обильным развитием микоризы в брюшной части слоевища; спорогоном с удлиненной коробочкой, верхние части створок которой при вскрытии остаются сросшимися; тетрадным распространением спор, обеспечивающим возможность протекания полового процесса у этого двудомного вида в условиях «скрытного образа жизни». Кроме того, *Cryptothallus* является единственным представителем *Aneuraceae* с сетчатой структурой поверхности спор и широкоспиральными элатерами (Schuster, 1984a). Споры имеют сравнительно крупные размеры (25—30 мкм), а их тетрады по величине в несколько раз превышают споры других представителей *Aneuraceae*, что сводит на нет возможности их анемохорного распространения, характерного для других видов семейства.

Род был описан S. von Malmborg в 1933 г. из окр. г. Уппсалы (Швеция). Впоследствии он был найден в Финляндии (в том числе в районах, ныне относящихся к СССР: в местечке Корпикюля на Карельском перешейке, расположенном в 50 км к северо-северо-западу от Ленинграда, и в 30—35 км к северо-востоку от г. Сортавалы) (Buch, 1936; Tuomikoski, 1939, 1941; цит. по: Sjörs, 1949; и др.), в Великобритании (Williams, 1950; Paton, 1967; Dickson, 1969a; и др.), Норвегии (Dickson, Holmen, 1968; Dickson, 1969b), Дании (Warncke, 1968), Гренландии (Petersen, 1972) и Германии (Wiehle, 1986). Совсем недавно вид был обнаружен на Кольском п-ове, в Хибинах (Wiehle, 1990). Указание *Cryptothallus mirabilis* для Западного Саяна А. Н. Васильевым (1991) ошибочно и основано на материале *Aneura pinguis* (L.) Dum. (личное сообщение А. Н. Васильева).

Важным условием, определяющим успешность поисков *Cryptothallus*, является знание особенностей экологического поведения вида. *Cryptothallus mirabilis* произрастает обычно в условиях значительного увлажнения, под непересыхающими дернинами мезотрофных сфагнов, видов *Mnium*, *Calliergonella cuspidata*, иногда — под *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* и др. Вид не встречается в олиготрофных условиях и ниже уровня стояния весенних вод. Чаще всего *Cryptothallus* растет близ *Betula pubescens*, редко — около хвойных пород. Диапазон кислотности, в котором встречается вид в Европе, 3.8—6.0 (Wiehle et al., 1989).

---

[1] Определение «микотрофный» используется как термин, наиболее точно отражающий характер питания печеночника (ср. Wiehle et al., 1989). Чаще всего *Cryptothallus* называют сапрофитным, что, однако, согласно K. Pocock и J. G. Duckett (1984), неточно, поскольку органические питательные вещества он получает только от гриба. В этом отношении правильнее его называть паразитическим печеночником.

Согласно личному сообщению W. Wiehle, вид предпочитает места с ключевым увлажнением.

В Арктике (на о-ве Диско в Западной Гренландии) *Cryptothallus mirabilis* отмечен P. M. Petersen (1972) в условиях умеренного увлажнения на сравнительно богатом болоте при pH = 6.9, с растительным покровом, образованным мелкими формами *Salix glauca, Aulacomnium palustre, Hylocomium splendens, Carex stans, Polygonum viviparum, Peltigera aphthosa, Drepanocladus uncinatus* и некоторыми другими видами (виды расположены по мере уменьшения их роли в растительном покрове).

Особо надо отметить, что *Cryptothallus* иногда растет не под моховыми дернинами, а на их поверхности, что, по-видимому, связано с переувлажнением моховых дернин (Wiehle et al., 1989).

Летом 1990 г. во время 7-й встречи бриологов Центральной и Восточной Европы, мне представилась возможность присутствовать при том, как W. Wiehle собирал *Cryptothallus* в Хибинах. После этого, имея некоторый опыт сбора вида и принимая во внимание обобщенные данные по его экологии (Wiehle et al., 1989), я начал целенаправленные поиски *Cryptothallus* в Ленинградской обл. Вскоре *Cryptothallus mirabilis* был обнаружен на болотном массиве Ламмин-Суо, находящемся на территории одноименного заказника, в 9.5 км к северо-северо-востоку от г. Зеленогорска. Данное местонахождение располагается в 20—25 км к юго-юго-западу от места сбора вида R. Tuomikoski в 1939 г. (Tuomikoski, 1941). *Cryptothallus* произрастает здесь в приручейном болотце переходного типа (poor fen), у ручья Северного, под *Sphagnum fallax*, слагающим основу мохового покрова в месте сбора вида, близ мелких деревьев *Betula pubescens*. Из трав присутствуют *Comarum palustre, Menyanthes trifoliata, Calamagrostis canescens.* Древостой редкий, образован мелкими ивами и березой.

Cryptothallus найден в нескольких местах в виде небольших групп растений и отдельных слоевищ, причем однажды — с многочисленными, густо расположенными в виде щетки молодыми спорогонами (~ 12 на 4 см^2), скрытыми под длинными (до 2 см дл.) узкими калиптрами, каждая из которых напоминает конец тупой спицы. Мужские слоевища были переплетены с женскими.

Изученные растения по ряду анатомо-морфологических характеристик отличаются от растений, описанных из других районов Европы (Malmborg, 1933, 1934; Williams, 1950; Müller, 1954; Wiehle et al., 1989; и др.). Они более изменчивы по толщине слоевища, имеют несколько иное строение калиптры, более длинные элатеры и крупную коробочку с 3—4-слойной стенкой при основании и в верхних частях створок на сравнительно короткой ножке, более многочисленные масляные тела. Оценка таксономической значимости этих признаков в настоящее время не представляется возможной, так как в нашем распоряжении нет сборов *Cryptothallus* из других районов для сравнительного изучения. Не исключено, что по меньшей мере некоторые специфические черты растений из Ленинградской обл. просто не отмечались для растений из других регионов. По вышеуказанной причине, а также в связи с бедностью информации о виде в отечественной литературе (Шляков, 1976) привожу полное описание изученных растений.

Растения белесые, иногда с желтовато-зеленоватыми апикальными частями побегов,[2] при отмирании желтеющие, ломкие, мясистые, 1—3.5 см дл., 0.7—2.5 мм шир. и (0.35)0.5—1 мм толщ. На срезе женские побеги — 21—26 клеток, мужские и стерильные — (6)10—21(23) клетки толщиной. Микоризный сектор занимает 1/3—2/3 толщины слоевища. Дорсальная поверхность слоевища желобчатая, редко плоская, волнистая или выпуклая, края тупые. Иногда в брюшной части слоевища из-за разрушения отдельных клеток микоризного сектора образуется полость — щель (возможно, это приспособление, обеспечивающее дыхание при росте в условиях переувлажнения). Ризоиды редкие, желтовато-коричневатые, (20)23—25(28) мкм в диам. Клетки слоевища крупные, тонкостенные, почти все, с мелкими масляными телами, 2—6(8) мкм в диам., грубо- или тонкозернистого строения, располагающимися по (10)20—70 и более в клетке[3] по отдельности или в виде скоплений. В некоторых клетках масляные тела, по-видимому, отсутствуют или их немного (1—10). В клетках ресничек калиптры их количество варьирует от 10 до 40. Многочисленные масляные тела встречаются также в клетках калиптры, ножки и стенки коробочки почти до полного созревания последней.

---

[2] Зеленая окраска обусловлена не хлорофиллом, а пигментом иной природы. Дифференциация пропластид в хлоропласты блокирована генетически (Sigee, 1969).

Растения двудомные. Мужские растения произрастают вместе с женскими и значительно или слабо отличаются от них по размерам, до 2—3 см дл., 2 мм шир. и 0.75 мм толщ., (10)14—21(23) клетки на срезе, с нерегулярно расположенными одиночными или 2—3(5) пальчато ответвляющимися от общего основания антеридиальными веточками. По краям веточек развиваются простые или пальчато-ветвистые реснички до 5 клеток длиной. Женские растения развивают многочисленные спорогоны, по 3 и более на одном слоевище. Калиптра (плодовый мешок) в зрелом состоянии 1.5—2 см дл., напоминает по форме конец тупой спицы (по R. M. Schuster (1984a), булавовидная), при основании 12—20 клеток толщиной, около верхушки — 5—8 клеток. По мере созревания спорогона калиптра развивает мамиллозные, реснитчатые и чешуйчатые выросты. Ножка коробочки толстая, 0.85—0.95 мм в диам., 15—18 клеток на поперечном срезе и 70—75 клеток по окружности,[4] спирально закрученная, ее выступающая из калиптры часть в момент раскрытия коробочки 1.5—3 см дл. (наблюдение последних стадий созревания спорогона проводилось в лабораторных условиях). Коробочка коричневая, узкая, 3—4 мм дл. и около 1 мм в диам., в норме вскрывается 4 швами, при этом створки в дистальных частях остаются сросшимися,[5] а их края скручиваются и загибаются наружу. В некоторых случаях, в частности при асимметричном положении коробочки относительно источника тепла, могут функционировать лишь 1—2 шва, а по другим растрескивание может почти не идти. Стенка коробочки при ее основании и в дистальной части (близ мест срастания створок) 3—4-слойная, 45—70 мкм толщ., в медиальной части, как правило, 2-слойная, 25—38(55) мкм толщ. Наружный слой стенки коробочки образован узкими удлиненными клетками, 17—35 мкм шир., с некрупными узловатыми утолщениями главным образом на продольных стенках, причем на чередующихся стенках утолщения часто развиты слабее, а местами не развиты совсем. Толщина клеток наружного слоя на срезе равна толщине клеток внутреннего слоя или меньше ее, (10)11—17(20) мкм. Внутренний слой образован сильно удлиненными клетками, 20—35(40) мкм шир., 17—28(31) мкм толщ., большей частью с полными сильно развитыми полукольчатыми утолщениями (см. Williams, 1950, fig. 2, *A*, *B*, *C*). От места срастания створок в дистальной части отходит мощный жесткий элатерофор, 1—1.5 мм дл., состоящий из прямых элатероподобных клеток с 1—2 узкими спиралями, около 3 мкм шир. Элатеры коричневые, 2 типов:

---

[3] Масляные тела в слоевище *Cryptothallus* впервые были описаны у растений из Германии. Согласно Wiehle с соавт. (1989), они более малочисленны, чем у растений из Ленинградской обл., и располагаются по 5—30(40) в клетке. Наблюдение масляных тел у *Cryptothallus* лучше проводить на тонких продольных срезах слоевища.

[4] Данные о строении ножки коробочки, приводимые S. Arnell (1956), очевидно, ошибочны. Согласно Arnell, она состоит из 12 наружных и 4 внутренних клеток (Riccardia-тип), что не соответствует данным других авторов (см., например, Müller, 1954) и моим наблюдениям.

[5] Так же вскрывается коробочка у *Podomitrium* Mitt. (*Metzgeriales*) и некоторых таксонов *Gackstroemia* Trev. (*Jungermanniales*) (Schuster, 1984b), что, видимо, обусловлено, как и у *Cryptothallus*, более толстыми стенками в дистальных частях створок.

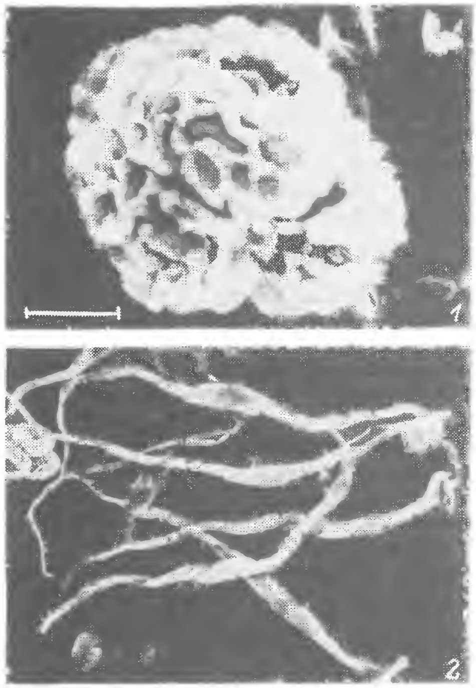


Рис. 1. *Cryptothallus mirabilis* (фото Е. Н. Андреевой).

1 — тетрада спор; *2* — элатеры. Масштабная линейка: *1, 2* — 10 мкм.

прикрепленные — в среднем 310—400 мкм дл., с узкими длинными концами, лишенными спиральных утолщений; свободные — в среднем (140)160—240 мкм дл. Те и другие 11—14 мкм в диам. в средней части и 3—5 мкм близ концов, 1-спиральные, с шириной спирали (12)14—23(28) мкм, образующей (3)4—7(8) витков. Споры бурые, (23)25—30 мкм в диам., с сетчатой поверхностью, объединены в тетрады. Ячейки спор размером 4—6(9) мкм, иногда не замкнуты, располагаются по (4)5(6) по диаметру споры (рис. 1).

Несмотря на свое уникальное эколого-физиологическое положение среди мохообразных, растения *Cryptothallus* без спорогонов легко могут быть спутаны с близким видом *Aneura pinguis*, особенно с его этиолированными формами.[6] При изучении растений *Aneura pinguis* из Ленинградской обл. было обнаружено, что затененные участки слоевищ *Aneura* способны утрачивать хлорофилл и становиться по облику очень сходными с *Cryptothallus*. Это сходство усиливается сохраняющимися в лишенных хлорофилла клетках мелкими многочисленными масляными телами, вогнутостью дорсальной поверхности слоевища, фактически идентичным строением калиптры, наличием единичных гиф в клетках брюшной части слоевища *Aneura*. Однако, несмотря на значительное сходство, налицо и различия обоих таксонов. У *Cryptothallus* микориза развита более обильно: микоризный сектор занимает (1/3)2/5—2/3 толщины слоевища, тогда как у *Aneura* гифы присутствуют лишь в отдельных клетках. Важной отличительной чертой является толщина слоевища хорошо развитых растений: у *Aneura* она не превышает 12(15) клеток, у *Cryptothallus* — обычно больше 16—20 клеток. Лишь слаборазвитые стерильные и мужские растения могут иметь меньшую толщину слоевища.

При поверхностном осмотре в полевых условиях слаборазвитые формы *Cryptothallus* могут быть приняты за обломки корней сосудистых растений либо за скопление гиф почвенных грибов. От первых они обычно отличаются уплощенной или вогнутой дорсальной поверхностью слоевища, от последних — плотной, ломкой текстурой.

Современные сведения о распространении *Cryptothallus* (рис. 2) дают основания считать его приатлантическим бореальным видом, встречающимся в районах с высокой океаничностью климата, на расстоянии не более 100 км от крупных водохранилищ, и заходящим в Арктику (Wiehle et al., 1989).

Под Ленинградом, на Ламмин-Суо, кроме *Cryptothallus*, в большом количестве встречен другой приатлантический печеночник — *Cephalozia macrostachya* Kaal., по имеющимся сведениям, ранее в СССР известный только из Латвии (Зеров, 1964), а за ее пределами — в приатлантической Европе и Северной Америке

---

[6] Самое первое описание *Cryptothallus* как бесхлорофилльной формы *Aneura* было выполнено, согласно Pocock и Duckett (1984), M. Denis (1919).

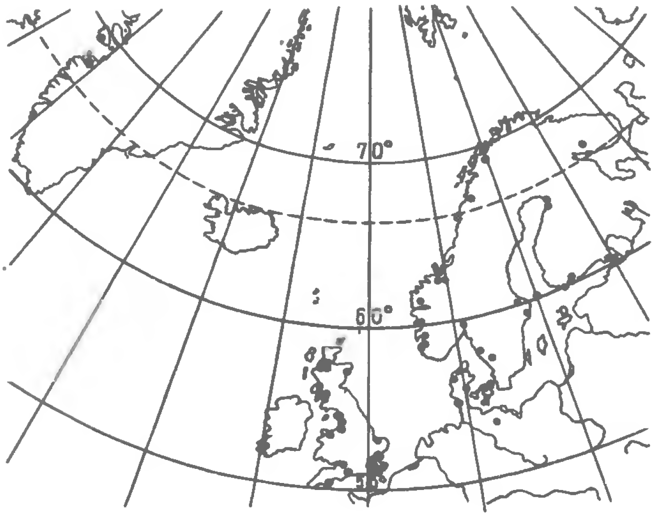


Рис. 2. Местонахождения *Cryptothallus mirabilis* (по: Wiehle et al., 1989; с дополнениями).

(Schuster, 1974). Отмечен здесь также *Sphagnum lindbergii* Lindb. (личное сообщение М. С. Боч). Находка *Cryptothallus* вместе с другими приатлантическими видами на Ламмин-Суо может быть свидетельством своеобразия условий данного болотного массива, позволивших этим видам сохраниться и успешно развиваться на восточной границе своего распространения. С другой стороны, нельзя отрицать и тот факт, что в связи с отсутствием целенаправленных сборов *Cryptothallus*, так же как и отсутствием монографических обработок рода *Cephalozia*, *Cryptothallus mirabilis* мог быть не замечен при сборах, а *Cephalozia macrostachya* — спутан с другими видами, в частности с *C. lunulifolia* (Dum.) Dum. В связи с этим надо уделить особое внимание поиску указанных видов в других районах Советского Союза и выяснению их распространения.

В заключение выражаю искреннюю признательность М. С. Боч за организацию экскурсии в заказник Ламмин-Суо и характеристику места сбора вида. Я также благодарен W. Wiehle за ознакомление с экологическим поведением *Cryptothallus* в Хибинах, Е. Н. Андреевой и О. В. Бородулиной за фотографии спор и элатер, О. М. Афониной, С. Г. Казановскому и И. В. Черепанову за содействие, оказанное в ходе сбора литературных данных для настоящей статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А. Н. К бриофлоре черневой тайги Западного Саяна // Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. конф., посвященной памяти Л. М. Черепнина. Красноярск, 1991. С. 19—21. — *Зеров Д. К.* Флора печіночних і сфагнових мохів України. Київ: Наукова думка, 1964. 356 с. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи СевераСССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1976. 92 с. — *Arnell S. Hepaticae* // Illustrated moss flora of Fennoscandia. I. Lund, 1956. 314 p. — *Buch H.* Fynd av *Cryptothallus mirabilis* i Finland // Nordiska (19. Skandinaviska) Naturforskarmötet i Helsingfors den 11—15 augusti, 1936. Helsingfors, 1936. S. 441—442. — *Denis M.* Sur quelques thalles d'*Aneura* dépourvus de chlorophylle // C. R. Acad. Sci. Paris, 1919. T. 168. P. 53—56. — *Dickson J. H. Cryptothallus mirabilis* throughout Norway // Nytt Mag. Bot. 1969a. Vol. 16. P. 237—239. — *Dickson J. H. Cryptothallus mirabilis* in Ireland // Irish Nat. J. 1969b. Vol. 16. P. 135. — *Dickson J. H., Holmen K. Cryptothallus* in Norway // Blyttia. 1968. Vol. 26. P. 8—10. — *Hill D. J.* The absence of chlorophyll in the spores of *Cryptothallus mirabilis* Malmb. // Trans. Br. bryol. Soc. 1969. Vol. 5. Pt 4. P. 818—819. — *Malmborg S. von. Cryptothallus* nov. gen. Ein saprophytisches Lebermoos // Ann. bryol. Hague. 1933. Bd 6. S. 122—123. — *Malmborg S. von.* Weiteres über die Gattung *Cryptothallus* // Ann. bryol. Hague. 1934. Bd 7. S. 108—110. — *Müller K.* Die Lebermoose Europas (Musci hepatici).

Lfg. 4 // Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich u. d. Schweiz. Leipzig, 1954. Bd 6. S. 481—640. — *Paton J. A.* New vice-county records and amendments to the census catalogues — *Hepaticae* // Trans. Br. bryol. Soc. 1967. Vol. 5. Pt 3. P. 392—405. — *Petersen P. M. Cryptothallus mirabilis* Malmb. found on Disco Island, West Greenland (69°15′ N., 53°34′ W.) // Lindbergia. 1972. Vol. 1. N 3-4. P. 189—190. — *Pocock K., Duckett J. G.* A comparative ultrastructural analysis of the fungal endophytes in *Cryptothallus mirabilis* Malm. and other British thalloid hepatics // J. Bryol. 1984. Vol. 13. Pt 2. P. 227—233. — *Schuster R. M.* The *Hepaticae* and *Anthocerotae* of North America eat of th hundredth meridian. Vol. 3. N. Y.; London: Columbia Univ. Press, 1974. 880 p. — *Schuster R. M.* Evolution, phylogeny and classification of the *Hepaticae* // New Manual of Bryology. Nichinan, 1984a. Vol. 2. P. 892—1070. — *Schuster R. M.* Comparative anatomy and morphology of the *Hepaticae* // New Manual of Bryology. Nichinan, 1984b. Vol. 2. P. 760—891. — *Sigee D. C.* The fine structure of plastids in the apical region of the gametophyte of *Cryptothallus mirabilis* Malmb. // Trans. Br. bryol. Soc. 1969. Vol. 5. Pt 4. P. 820—822. — *Sjörs H.* Nâgra vâxter funna huvudsakligen âr 1948 // Bot. Not. 1949. N 1. P. 95—103. — *Tuomikoski R.* Lehtivihreätön, saprofyyttinen maksasammal, *Cryptothallus mirabilis* Malmb. // Luonon Ystävä. Lojo. 1939. Vol. 43. — *Tuomikoski R. Cryptothallus mirabilis* v. Malmb. myös Kannakselta // Luonon Ystävä. Helsingfors. 1941. Vol. 45. — *Warncke E. Cryptothallus* fundet i Danmark // Sv. Bot. Tidskr. 1968. Bd 63. S. 375—377. — *Wiehle W.* Interessante floristische Funde // Bot. Rundbr. Neubrandenburg. 1986. Bd 18. S. 84. — *Wiehle W. Cryptothallus* on the Kola Peninsula // Abstr. 7th meeting CEBWG. Apatity, 1990. P. 72—73. — *Wiehle W., Berg Ch., Grolle R. Cryptothallus mirabilis* Malmborg neu in Mitteleuropa // Herzogia. 1989. Bd 8. S. 107—124. — *Williams S.* The occurrence of *Cryptothallus mirabilis* v. Malmb. in Scotland // Trans. Br. bryol. Soc. 1950. Vol. 1. Pt 4. P. 357—366.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 23 VII 1991

УДК 582./275—155

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

М. Г. Потапова

СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СООБЩЕСТВ ПРИКРЕПЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ МАЛЫХ РЕК БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ КОЛЫМЫ

M. G. POTAPOVA. THE COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF THE ATTACHED ALGAL COMMUNITIES IN SMALL RIVERS OF THE UPPER KOLYMA RIVER BASIN

Проведен анализ видового состава прикрепленных водорослей рек Верхнеколымского нагорья, выделен комплекс доминирующих видов. Установлены основные экологические факторы, определяющие состав массовых видов и регулирующие количественное развитие эпилитных и эпифитных сообществ водорослей водотоков. Проведено сравнение с данными других авторов по прикрепленным водорослям рек умеренной и субарктической зон.

В отличие от крупных равнинных рек горные и предгорные водотоки почти лишены фитопланктона, здесь развиваются преимущественно прикрепленные водоросли. Им посвящены многочисленные исследования, выполненные на реках Средней Европы (Backhaus, 1967; Kawecka, 1971, 1980, 1983, 1987), Скандинавии (Brettum, 1974; Eloranta, Kunnas, 1979; Johansson, 1982), Британии (Butcher, 1932, 1949; Douglas, 1958; Jones, 1978; Holmes, Whitton, 1981), Кольского п-ова (Ширшов, 1933), Северного Урала и Большеземельской тундры (Воронихин, 1930; Гецен, 1973, 1985), арктических островов (Ширшов, 1935), Сибири (Левадная, 1986). Достаточно подробно изучена альгофлора рек Якутии (Комаренко, Васильева, 1975, 1978) и Приморья (Кухаренко, 1972, 1989; Кухаренко, Медведева, 1978; Кухаренко и др., 1984; Медведева, 1984, 1986; Медведева и др., 1986). Прикрепленные водоросли рек севера Дальнего Востока ранее почти не были изучены, за исключением р. Анадырь на Чукотке, где В. Г. Харитонов (1981) исследовал флору диатомовых водорослей. В последние годы опубликованы данные по фитопланктону (Кузьмин, 1985), флоре диатомовых (Харитонов, 1985) и общей альгофлоре (Харитонов, Потапова, 1990) рек бассейна Верхней Колымы. К настоящему времени в водотоках Верхнеколымского нагорья обнаружено 695 видов, разновидностей и форм водорослей как планктонных, так и прикрепленных. Задача данной работы состояла в том, чтобы охарактеризовать структуру эпилитных и эпифитных сообществ водорослей и выявить основные закономерности их распределения по биотопам.

Материал и методы

Верхнеколымское нагорье имеет преимущественно среднегорный рельеф с преобладающими высотами 500—2000 м над ур. м. Выделяются высокогорные массивы, сложенные гранитами; горы средней и малой высоты сложены осадочными породами, среди которых преобладают песчано-глинистые сланцы. Нагорье отличается развитой речной сетью, коэффициент густоты которой достигает 1.2 км/км^2. Суровый континентальный климат определяет неравномерное распределение речного стока в течение года. Зимой замерзают почти все реки, за исключением самых крупных, 95—100% стока приходится на летние месяцы. В июле и августе, когда выпадает максимальное количество осадков, на реках обычны сильные дождевые паводки. Грунты рек и ручьев в основном галечно-валунные, русла мелкие и широкие, скорость течения высока и на перекатах достигает 3 м/с. Температура воды в небольших ручьях в летние месяцы не превышает +6—8, а в реках — +10—14 °С. Естественная мутность рек невелика и в маловодный период составляет 20—50 г/м^3. Воды слабо минерализованы и относятся к гидрокарбонатно-кальциевому типу. В некоторые реки поступают стоки золотодобывающих предприятий. При этом в воде значительно увеличивается количество взвешенных веществ. В случаях сильного загрязнения каменистый грунт реки покрывается слоем наилка, иногда в воде заметно возрастает содержание биогенов. Содержание нитратов в большинстве чистых рек составляло в период исследований 0.023—0.175, а фосфатов — 0.000—0.018 мг/л, в загрязненных оно увеличивалось соответственно до 0.620 и 0.152 мг/л.

В 1986—1987 гг. исследовали обрастания 26 водотоков, различающихся по размеру и характеру водосборов. Количественные пробы водорослей отбирали на 46 станциях (см. рисунок), используя комбинацию методов трансект (Blum, 1957) и определения площади проекции камней на дно по Шредеру—Жадину (Жадин, 1960). Счищенные с камней водоросли фиксировали иодно-формалиновым фиксатором, концентрировали путем осаждения и просчитывали в камере. Биомассу микроводорослей определяли объемным методом, микрообрастаний — взвешиванием. Результаты количественной обработки выражали в единицах численности и биомассы водорослей на единицу площади речного дна. Для того чтобы выявить группы станций, сходных по составу массовых видов водорослей, был применен кластерный анализ (Johansson, 1982). Для эколого-географического анализа альгофлоры использовали материалы, полученные ранее для рек и ручьев Верхнеколымского нагорья (Харитонов, Потапова, 1990). Химический состав воды исследован сотрудником Института биологических проблем Севера АН СССР Н. Г. Сусековой, которой автор выражает благодарность.

Результаты

В обрастаниях рек Верхнеколымского нагорья обнаружено 572 таксона водорослей рангом ниже рода, относящихся к 6 отделам: *Cyanophyta* — 18, *Chrysophyta* — 1, *Bacillariophyta* — 518, *Xanthophyta* — 2, *Chlorophyta* — 31, *Rhodophyta* — 2. Наиболее разнообразны диатомовые водоросли, среди которых наи-

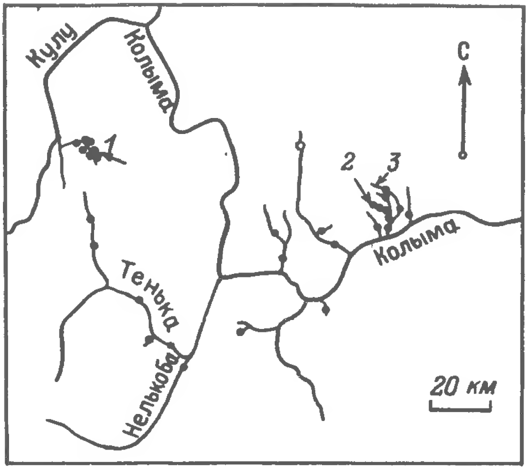


Схема расположения станций отбора проб.

1 — ручей Контактовый, *2* — ручей Олень, *3* — река Сибик-Тыэллах.

большим числом таксонов представлены роды *Eunotia* — 72 и *Pinnularia* — 67. Представители других отделов насчитывают меньшее число видовых и внутривидовых таксонов, но часто достигают значительного количественного развития.

Бóльшая часть обнаруженных видов — эпилиты и эпифиты; найдено лишь 37 типичных планктонных форм в основном центрических диатомовых, которые не достигают заметного обилия в сообществах прикрепленных водорослей.

Сведения о географическом распространении имеются для 363 видов и разновидностей водорослей, из них 51.5% составляют космополиты, 24.5% — северо-альпийские, 24% — бореальные формы. Практически все обнаруженные водоросли, кроме некоторых редко встречающихся, обычны для обрастаний северных и горных рек.

Положение на шкале галобности известно для 376 таксонов водорослей, подавляющее большинство которых (97.3%) относится к олигогалобам. Из них 69.9% составляют индифференты, 17.6% — галофобы и 9.8% — галофилы. Лишь 10 видов (2.7%) являются мезогалобами, это в основном представители рода *Nitzschia*, приуроченные к загрязненным участкам рек с повышенной минерализацией воды.

Из 295 видов и разновидностей водорослей, являющихся индикаторами pH среды, бóльшая часть (47.1%) относится к алкалифилам, меньшая — к индифферентам (33.6%) и ацидофилам (19.3%).

Далее приведен список 105 видов и разновидностей водорослей, составлявших хотя бы в одной пробе обрастаний более 1% от общей биомассы.

В группе доминантов, образующих более 50% биомассы, насчитывается 36 видов, группа субдоминантов (10—50% биомассы) состоит из 26 видов; 43 вида и разновидности водорослей составляли от 1 до 10% биомассы. Остальные 467 форм, встреченных в водотоках Верхней Колымы, ни разу не составили в наших пробах более 1% общей биомассы сообщества и не играют существенной роли в эпилитных и эпифитных сообществах рек и ручьев.

Для 43 станций, расположенных на 23 водотоках, на основании сравнения списков массовых видов прикрепленных водорослей были рассчитаны коэффициенты флористического сходства Жаккара (Малышев, 1972). При помощи кластерного анализа станции были сгруппированы по признаку наибольшего флористического сходства. Выделены следующие группы станций.

Виды, составляющие более 50% общей биомассы

Gloeocapsa magma (Breb.) Kutz. emend. Hollerb.
Chamaesiphon polonicus (Rostaf.) Hansg.
Stigonema informe Kutz.
Calothrix parietina (Nag.) Thur.
Phormidium angustissimum W. et G. S. West
Hydrocoleus homoeothrichus f. *minor* (Woronich.) Elenk.
Hydrurus foetidus (Villaris) Trev.
Tabellaria flocculosa (Roth) Kutz. var. *flocculosa*
Diatoma hiemale (Lyngb.) Heib. var. *heimale* f. *hiemale*
D. hiemale var. *mesodon* (Ehr.) Grun.
Fragilaria alpestris Krasske
Ceratoneis arcus var. *linearis* Holmboe f. *linearis*
Eunotia polydentula Brun. var. *polydentula*
E. polydentula var. *perpusilla* Grun.
E. triodon Ehr.
Achnanthes linearis var. *cryptocephala* Sheshukova
Navicula viridula Kutz. var. *viridula*
Gomphonema angustatum (Kutz.) Rabenh. var. *angustatum*
G. angustatum var. *productum* Grun.
G. olivaceum (Lyngb.) Kutz. var. *olivaceum*
Hantzschia amphioxys (Exr.) var. *amphioxys* f. *amphioxys*
Tribonema minus (Wille) Hazen
T. viride Pasch.
Tetraspora lubrica (Roth.) Ag.
T. gelatinosa (Vauch.) Desv.
Sphaerobotrys fluviatilis Butcher
Coccomyxa subglobosa Pasch.
Ulothrix tenuissima Kutz.
U. zonata (Web. et Mohr.) Kutz.
Chlorhormidium rivulare (Kutz.) Starmach.
Ch. subtile (Kutz.) Starmach.
Draparnaldia plumosa (Vauch.) Ag.
Prasiola fluviatilis (Sommerf.) Aresch.
Zygnema sp. ster.
Chantransia pygmaea Kutz.
Batrachospermum moniliforme Roth.

Виды, составляющие от 10 до 50% общей биомассы

Gloeocapsa alpina Nag. emend. Brand.
Clastidium setigerum Kirchn.
Chamaesiphon incrustans Grun.
Fisherella ambigua (Nag.) Gom.
Hydrocoleus muscicola Hansg.
Homoeothrix balearica (Born. et Flah.) Lemm.
Eunotia bigbba Kutz. var. *bigibba*
E. diodon Ehr.
E. lunaris (Ehr.) Grun. var. *lunaris* f. *lunaris*
E. lunaris var. *subarcuata* (Nag.) Grun.
E. paralella Ehr. var. *paralella*
E. praerupta Ehr. var. *praerupta*
E. septentrionalis Ostr. var. *septentrionalis* f. *septentrionalis*
E. tenella (Grun.) Hust.
Achnanthes marginulata Grun.
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T. var. *rhomboides*
F. rhomboides var. *saxonica*, (Radench.) D. T. f. *saxonica*
F. rhomboides var. *saxonica* f. *undulata* Hust.
Pinnularia viridis (Nitzsch.) Ehr. var. *viridis*
Cymbella cistula (Homp.) Grun. var. *cistula*
C. perpusilla A. Cl. var. *perpusilla*
C. stuxbergii var. *sibirica* Wisl.
Didymosphaenia geminata (Lyngb.) M. Schm. var. *geminata*
Gomphonema longiceps Ehr. var. *longiceps*
Nitzschia palea (Kutz.) W. Sm.
Closterium tumidum Johns

Виды, составляющие от 1 до 10% общей биомассы

Pleurocapsa minor Hansg. emend. Geitl.
Homoeothrix simplex Woronich.
H. varians Geitl.
Meridion circulare Ag. var. *circulare*

M. circulare var. *constrictum* (Ralfs) V. H.
Diatoma elongatum (Lyngb.) Ag. var. *elongatum*
Ceratoneis arcus (Ehr.) Kutz. var. *arcus*
Synedra ulna (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna*
Eunotia bigibba var. *pumila*-Grun.
E. exigua (Breb.) Rabenh. var. *exigua*
E. pectinalis (Kutz.) Rabenh. var. *pectinalis*
E. pectinalis var *minor* (Kutz.) Rabenh. f. *minor*
E. tridentula A. Berg. var. *tridentula*
Achnanthes affinis Grun. var. *affinis*
A. kryophyla Boye-Pet. var. *kryophyla*
A. lanceolata (Bréb.) Grun. var. *lanceolata* f. *lanceolata*
A. linearis (W. Sm.) Grun. var. *linearis*
A. minutissima Kutz. var. *minutissima*
A. nodosa A. Cl.
Stauroneis phoenicentron (Nitzsch.) Ehr. var. *phoenicentron*
Navicula cryptocephala Kutz. var. *cryptocephala*
N. pupula Kutz. var. *pupula*
N. pupula var. *elliptica* Hust.
N. radiosa Kutz. var. *radiosa*
Pinnularia borealis Ehr. var. *borealis*
P. divergens W. Sm. var. *divergens*
P. divergentissima (Grun.) Cl. var. *divergentissima*
P. molaris (Grun.) Cl. var. *molaris*
Neidium bisulcatum (Lagerst.) Cl. f. *bisulcatum*
Caloneis silicula (Ehr.) Cl. var. *silicula*
Cymbella parva (W. Sm.) Cl. var. *parva*
C. sinuata Greg. f. *sinuata*
C. ventricosa Kutz. var. *ventricosa*
Gomphonema parvulum (Kutz.) Grun. var. *parvulum*
Surirella linearis W. Sm. var. *linearis*
S. ovata Kutz. var. *ovata*
S. ovata var. *pinnata* (W. Sm.) Hust.
Stigeoclonium tenue (Ag.) Kutz. var. *tenue*
Protoderma viride Kutz.
Microthamnion strictissimum var. *macrocystis* Schmidle
Aphanochaete repens A. Br.
Cosmarium speciosum var. *simplex* Nordst. f. *simplex*
Teilingia granulata (Roy et Biss) Bourr. var. *granulata*

1. pH воды 7.0—7.5, содержание фосфатов низкое (до 0.015 мг/л)

В эту группу вошли 26 станций 13 водотоков, в том числе и загрязняемых, в которых, однако, не наблюдалось существенного увеличения содержания биогенов. Для них характерны следующие виды прикрепленных водорослей: *Sphaerobotrys fluviatilis, Hydrurus foetidus, Ceratoneis arcus* var. *linearis, Achnanthes linearis* var. *cryptocephala, Diatoma hiemale* var. *mesodon, Chamaesiphon incrustans, Hydrocoleus homoeothrichus* f. *minor, Homoeothrix simplex.* Распространение на исследованной территории некоторых видов водорослей, обитающих в водотоках этой группы, ограничено в связи с особыми экологическими условиями. Например, *Chantransia pygmaea* встречена лишь в водах с низким содержанием кальция (до 2.0 мг/л). Такие виды, как *Gloeocapsa magma, G. alpina, Prasiola fluviatilis*, встречены только в верхнем течении ручьев на высотах более 1000 м над ур. м.

2. pH воды меньше 7.0, содержание фосфатов низкое

6 небольших ручьев, вошедших в эту группу, дренируют горную тундру, сфагново-лишайниковое редколесье склонов северной экспозиции или заболоченное редколесье. В этих водотоках создаются благоприятные условия для обитания ацидофильных диатомовых; наиболее характерны следующие виды: *Eunotia lunaris, E. lunaris* var. *subarquata, E. polydentula, E. tenella, Tabellaria flocculosa*, а также *Tribonema viride* и *T. minus* из желто-зеленых.

3. Загрязненные участки водотоков с повышенным содержанием фосфатов (0.015—0.152 мг/л), pH воды 7.0—7.5

Для 4 станций этой группы характерно обильное развитие диатомовых: *Diatoma elongatum, Ceratoneis arcus* var. *linearis, Gomphonema angustatum, Achnanthes affinis, A. linearis* var. *cryptocephala, Syedra ulna, Fragilaria alpestris, Gomphonema olivaceum.*

Как было показано выше, состав массовых видов прикрепленных водорослей определяется в первую очередь гидрохимическим режимом водотока. Но даже при однородном химическом составе воды в пределах одного ручья или одной реки структура сообществ прикрепленных водорослей значительно различается в зависимости от гидрологических условий, что можно продемонстрировать на примере 2 ручьев — Олень и Контактовый (табл. 1). Наименьшие величины биомассы отмечены в основных руслах обоих ручьев, наибольшие — в боковых протоках и в истоках ручьев Южного и Морозовского (мелких притоков ручья Контактового). Эта разница обусловлена прежде всего степенью стабильности грунта. Наиболее подвижны донные наносы в центральном русле водотока, особенно в период паводков. Более устойчив грунт боковых проток. В истоках ручьев русла сложены крупными глыбами и валунами, а мощности потока недостаточно для их перемещения.

ТАБЛИЦА 1

Структура и биомасса сообществ прикрепленных водорослей на разных участках водотоков

Водоток	Станция	Доминирующие виды	Период доминирования (календарные месяцы)	Биомасса (в среднем за сезон), г/м^2
Ручей Олень	Основное русло:			
	2 км от истока	*Sphaerobotrys fluviatilis*	VII—VIII	0.04
		Diatoma hiemale var. *mesodon*	VIII—IX	
	4 км от истока	*Sphaerobotrys fluviatilis*	VII	0.29
		Diatoma hiemale var. *mesodon*	VII—VIII	
		Chantransia pygmaea	VIII—IX	
	6 км от истока	*Sphaerobotrys fluviatilis*	VII	4.60
		Ceratoneis arcus var. *linearis*	VII	
	Боковая протока	*Chantransia pygmaea*	VII—IX	22.50
Ручей Морозовский	Основное русло:			
	0.9 км от истока	*Prasiola fluviatilis*	VI—VIII	307.00
Ручей Контактовый	Основное русло:			
	6.2 км от истока	*Sphaerobotrys fluviatilis*	VI—IX	0.06
		Ceratoneis arcus var. *linearis*	IX, X	
		Diatoma hiemale	IX	
	7.1 км от истока	*Sphaerobotrys fluviatilis*	VI—X	0.08
	Боковая протока	*Chamaesiphon polonicus*	VI—IX	20.00
Ручей Южный	Основное русло: 0.5 км от истока	*Sphaerobotrys fluviatilis*	VI, VII—VIII	1.26
		Tribonema viride	VII	
		Tetraspora lubrica	VIII—IX	

Таким образом, основные русла водотоков представляют собой весьма нестабильные местообитания, для которых характерны сообщества с преобладанием мелкоклеточных водорослей: *Sphaerobotrys fluviatilis* из зеленых, *Achnanthes* *linearis* var. *cryptocephala, Eunotia lunaris* var. *subarquata, E. polydentula* из диатомовых и из синезеленых — *Homoeothrix simplex* и *Hydrocoleus homoeothrichus* f. *minor*, которые в этих условиях не образуют дерновинок. Биомасса этих сообществ невелика — обычно от 0.01 до 0.10 г/м². Если период летней межени достаточно продолжителен и грунт в реке остается неподвижным в течение нескольких недель, то биомасса сообщества увеличивается за счет развития более крупных водорослей: *Ceratoneis arcus, C. arcus* var. *linearis, Diatoma hiemale, D. hiemale* var. *mesodon, Tabellaria flocculosa, Meridion circulare, M. circulare* var. *constrictum, Hydrurus foetidus, Chantransia pygmaea, Draparnaldia plumosa*, видов родов *Ulothrix* и *Tribonema*.

На тех участках водотоков, где грунт устойчив даже во время паводков, прикрепленные водоросли более обильны. Высокую биомассу дают *Chantransia pygmaea, Prasiola fluviatilis, Tribonema viride, Tetraspora lubrica, Chamaesiphon polonicus* (табл. 1), а также *Hydrurus foetidus, Hydrocoleus homoeothrichus* f. *minor, Chlorhormidium rivulare, Zygnema* sp., *Calothrix parietina*.

На стабильном каменистом субстрате часто поселяются мхи, они обильны в истоках ручьев, но встречаются и в реках, например на валунных грунтах р. Сибик-Тыэллах. В обрастаниях мхов доминируют диатомовые из родов *Eunotia* и *Pinnularia*, а также реофильные формы, характерные для эпилитона данного водотока.

Обсуждение

Отмеченные нами для Верхнеколымского нагорья массовые виды прикрепленных водорослей типичны для горных и предгорных холодноводных рек. Такие виды, как *Hydrurus foetidus, Tabellaria flocculosa, Diatoma hiemale, D. hiemale* var. *mesodon, Ceratoneis arcus* с разновидностями, *Ulothrix zonata*, обильны в быстрых реках Якутии (Комаренко, Васильева, 1975, 1985), Южной Сибири (Левадная, 1986), Приморского края (Кухаренко, 1989). Весьма сходная флора реофильных диатомовых описана для рек Чукотки (Харитонов, 1981) и рек, впадающих в Телецкое оз. (Порецкий, Шешукова, 1953). Облик эпилитных сообществ в реках европейского Севера определяют водоросли из родов *Didymosphaenia, Fragilaria, Achnanthes, Ceratoneis, Meridion, Ulothrix, Draparnaldia, Oedogonium, Tetraspora, Prasiola, Zygnema, Mougeotia, Spirogyra, Chamaesiphon, Nostoc, Lemanea* (Воронихин, 1930; Гецен, 1973, 1985). П. П. Ширшов (1933) объединил такие сообщества прикрепленных водорослей в «северный» тип, для которого характерны нитчатые *Zygnematales* (*Spirogyra, Mougeotia, Zygnema*), виды рода *Oedogonium*, диатомовые *Ceratoneis arcus, Tabellaria flocculosa*, виды рода *Achnanthes*, синезеленые *Chamaesiphon curvatus, Clastidium setigerum*, в противоположность «южному», где доминируют *Cladophora glomerata* и диатомовые из родов *Cocconeis, Cymbella, Gomphonema*. Для холодноводных рек высокогорных районов Европы характерны такие виды северного комплекса, как *Chamaesiphon polonicus, Hydrurus foetidus, Diatoma hiemale, Ceratoneis arcus* (Kawecka, 1971, 1980), в более евтрофированных реках преобладает южный комплекс (Kawecka, 1983, 1987). В олиготрофных реках Британии в массовых количествах обнаружены виды рода *Achnanthes, Sphaerobotrys fluviatilis*, характерные для чистых водотоков обследованного нами района, однако в более типичных для Британских островов евтрофных реках доминируют *Cocconeis placentula, Ulvella frequens, Cladophora glomerata*, виды рода *Ulothrix* (Butcher, 1932, 1949; Jones, 1974).

В Скандинавии также отмечены реки с прикрепленными водорослями северного и южного типов (Eloranta, Kunnas, 1979; Johansson, 1982).

Северный комплекс основных видов, характерный для холодных и быстрых рек Европы и Азии, обнаружен и в реках Канадской субарктики (Moore, 1977, 1979; Ennis, Albright, 1982) и Аляски (Sheath et al., 1986).

Сравнение наших данных по численности и биомассе донных сообществ диатомовых водорослей в относительно крупных реках Верхнеколымского нагорья с аналогичными данными Г. Д. Левадной (1986) для Верхнего Енисея показано в табл. 2. При малом различии в численности диатомовых различия по биомассе для Енисея и колымских рек существенны. Очевидно, в реках Верхней Колымы доминируют более мелкие водоросли. В малых водотоках Верхнеколымского нагорья, особенно на подвижных грунтах, биомасса прикрепленных водорослей еще более низкая (табл. 1).

ТАБЛИЦА 2

Сравнение численности и биомассы эпилитных водорослей в верховье р. Енисей и в реках Теньке и Нелькобе (бассейн Верхней Колымы)

Водоток	Температура воды, °С	Общая минерализация, мг/л	Численность (средняя за сезон), млрд кл/м^2	Биомасса (средняя за сезон), г/м^2	Автор, период наблюдений
Енисей:					
левый берег	15.0	31—197	4.8	252	Левадная, 1986 г., июнь—сентябрь, 1978 г.
правый берег			3.3	6.6	
середина русла			1.9	7.9	
Тенька	8.1	41—60	2.6	0.8	Настоящая работа, июль—сентябрь, 1986 г.
Нелькоба	9.9	19—41	2.8	0.4	

Выводы

1. Реки бассейна Верхней Колымы по составу массовых видов прикрепленных водорослей имеют большое сходство с холодноводными олиготрофными реками горного и предгорного характера бореальной и субарктической зон.

2. По признаку сходства видового состава прикрепленных водорослей исследованные водотоки объединены в 3 основные группы: водотоки с подкисленной водой, водотоки с нейтральной реакцией среды и низким содержанием фосфатов, водотоки с повышенным содержанием фосфатов.

3. Биомасса прикрепленных водорослей сильно варьирует в различные гидрологические фазы, на разных участках одного водотока и определяется прежде всего степенью стабильности грунтов.

4. Олиготрофный характер рек и высокая подвижность донных наносов ограничивают количественное развитие прикрепленных водорослей в водотоках Верхнеколымского нагорья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронихин Н. Н. Водоросли Полярного и Северного Урала // Тр. Лен. о-ва естествоиспытателей. 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 3—80. — *Гецен М. В.* Водоросли бассейна Печоры: Состав и распространение. Л.: Наука, 1973. 147 с. — *Гецен М. В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 168 с. — *Жадин В. И.* Методы гидробиологических исследований. М.: Высшая школа, 1960. 191 с. — *Комаренко Л. Е., Васильева И. И.* Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М.: Наука, 1975. 423 с. — *Комаренко Л. Е., Васильева И. И.* Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М.: Наука, 1978. 283 с. — *Кузьмин Г. В.*. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС. Магадан: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. 41 с. — *Кухаренко Л. А.* Водоросли заповедника «Кедровая падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1972. С. 99—104. — *Кухаренко Л. А.* Водоросли пресных водоемов Приморского края. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. 142 с. — *Кухаренко Л. А., Медведева Л. А.* Водоросли // Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. С. 18—35. — *Кухаренко Л. А., Медведева Л. А., Барино-*

ва С. С. Водоросли // Флора Верхнеуссурийского стационара «Южный Сихотэ-Алинь».. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 5—22. — *Левадная Г. Д.* Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука, 1986. 286 с. — *Малышев Л. И.* Флористические спектры Советского Союза // История флоры и растительности Евразии. Л.: Наука, 1972. С. 17—41. — *Медведева Л. А.* Материалы к альгофлоре р. Пещерная и некоторых ее притоков (Сихотэ-Алиньский заповедник) // Систематико-флористические исследования споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 76—82. — *Медведева Л. А.* Альгофлора бассейна р. Серебрянки // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 5. С. 634—637. — *Медведева Л. А., Баринова С. С., Кухаренко Л. А.* Водоросли бассейна р. Рудной (Приморский край) // Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 36—48. — *Порецкий В. С., Шешукова В. С.* Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек // Диатомовый сборник. Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. С. 107—172. — *Харитонов В. Г.* Диатомовые водоросли бассейна р. Анадырь (Чукотский автономный округ): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с. — *Харитонов В. Г.* Диатомовые водоросли, перифитон и фитобентос водоемов зоны затопления Колымской ГЭС // Пояс редколесий верховий Колымы (район строительства Колымской ГЭС). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 91—105. — *Харитонов В. Г., Потапова М. Г.* Водоросли водотоков Верхнеколымского нагорья. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1990. № 2719-В90. — *Ширшов П. П.* Сравнительный очерк ценозов реофильных водорослей р. Туломы и некоторых других водоемов // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Споровые растения. Л., 1933. Вып. 1. С. 665—693. — *Ширшов П. П.* Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. Арктич. ин-та. 1935. Т. 14. С. 79—168. — *Backhaus D.* Ökologische Untersuchungen an den Aufwuchsalgen der obersten Donau und ihrer Quellflässe. I. Voruntersuchungen // Arch. Hydrobiol. 1967. Suppl. Vol. 30. N 4. P. 364—399. — *Blum J. L.* An ecological studu of the algae of the Saline river. Michigan // Hydrobiol. 1957. Vol. 9. N 4. P. 361—408. — *Brettum P.* The relation between the new colonization and drift of periphytic diatoms in a small stream in Oslo, Norway // Norv. J. Bot. 1974. Vol. 21. P. 277—284. — *Butcher R. W.* Studies on the ecology of rivers. II. The microflora of rivers with special reference to the algae on the river bed // Ann. Bot. 1932. Vol. 46. P. 813—861. — *Butcher R. W.* Problems of distribution of sessile algae in running water // Verh. Int. Ver. Limnol. 1949. Vol. 10. P. 98—103. — *Douglas B.* The ecology of the attached diatoms and other algae in a small stony stream // J. Ecol. 1958. Vol. 46. N 2. P. 295—322. — *Eloranta P., Kunnas S.* The growth and species communities of the attached algae in a river system in Central Finland // Arch. Hydrobiol. 1979. Vol. 86. N 1. P. 27—44. — *Ennis G. L., Albright L. J.* Distribution and abundance of periphyton and phytoplancton species, in two subarctic Canadian rivers // Can. J. Bot. 1982. Vol. 60. N 3. P. 224—236. — *Holmes N. T. H., Whitton B. A.* Phytobenthos of the river Tees and its tributaries // Freshwater Biol. 1981. Vol. 11. N 2. P. 139—163. — *Johansson C.* Attached algal vegetation in running waters of Jämtland // Acta phytogeogr. suec. Vol. 71. Sweden, 1982. 80 p. — *Jones J. G.* Spatial variation in epilithic algae in a stony stream, Wilfin Beck (U. K.) with particular reference to *Cocconeis placentula* // Freshwater Biol. 1978. Vol. 8. N 6. P. 539—546. — *Kawecka B.* Zonal distribution of algal communities in streams of the Polish High Tatra Mountains // Acta hidrobiol. 1971. Vol. 13. N 4. P. 393—414. — *Kawecka B.* Sessile algae in European mountain streams. I. The ecological characteristics of communities // Acta hydrobiol. 1980. Vol. 22. N 4. P. 361—420. — *Kawecka B.* Stream ecosystems in mountain grassland (West Carpathians) // Acta hydrobiol. 1983. Vol. 24. N 4. P. 357—365. — *Kawecka B.* Sessile algae of the river Nida (Southern Poland) in the area of experimentally fertilized bankside soils // Acta hydrobiol. 1987. Vol. 28. N 3—4. P. 371—378. — *Moore J. W.* Ecology of algae in a subarctic stream // Can. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 13. P. 1838—1847. — *Moore J. M.* Distribution and abundance of attached littoral algae in 21 lakes and streams in the Northwest Territories // Can. J. Bot. 1979. Vol. 57. N 6. P. 568—577. — *Sheath R. G., Morison M. O., Korch J. E.* et al. Distribution of stream macroalgae in south-central Alaska // Hydrobiol. 1986. Vol. 135. N 2. P. 259—269.

Институт озероведения АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 21 V 1991

УДК 581.555 : 551.217(571.66)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

С. Ю. Гришин

СУКЦЕССИИ ПОДГОЛЬЦОВОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ЛАВОВЫХ ПОТОКАХ ТОЛБАЧИНСКОГО ДОЛА

S. Yu. GRISHIN. SUCCESSIONS OF THE SUBALPINE VEGETATION ON LAVA FLOWS OF THE TOLBACHIK AREA

Изучено становление растительного покрова на датированных лавовых потоках в условиях Центральной Камчатки. Ход сукцессии на первых этапах зависит от типа лавы, образования на ней рыхлого субстрата и других причин. Период становления климаксовой растительности составляет не менее 2000 лет. Его продолжительность определяется многими факторами, важнейший из них — отложения новых пеплов, которые изменяют ход и скорость сукцессии.

Сведения о первичных сукцессиях растительности на ювенильном лавовом субстрате в нашей стране крайне незначительны. Это связано как с общей слабой ботанической изученностью вулканических районов, так и со сложностью познания медленно текущих процессов становления растительного покрова.

Основная проблема при изучении первичных сукцессий — установление стадий сукцессий и порядка их чередования, что в конечном итоге связано с датировкой лавовых потоков. Обычно она производится на основе исторических свидетельств (Tagawa, 1964; Atkinson, 1970; Poli, 1970; Eggler, 1971; и др.). Для вулканов Камчатки и Курил неполные наблюдения приводятся лишь с XVIII в. (Гущенко, 1979).

В последнее время определен возраст ряда вулканических образований методом тефрохронологии, базирующимся на радиоуглеродных датировках (Брайцева и др., 1981). На этой основе представилась возможность изучить стадии становления и формирования растительности на лавовых покровах Толбачинского дола и определить длительность этих стадий.

Толбачинский дол — обширная безлесная равнина, сформированная в течение голоцена многочисленными лавовыми потоками (рис. 1). Базальтовые лавы этого дола в зависимости от петрохимического состава и режима остывания образуют либо обширные плоские покровы, либо относительно узкие (в несколько сотен или десятков метров) потоки характерной формы — с приподнятыми бортами и вогнутым днищем (рис. 2). По характеру поверхности лавы выделяют 2 основных типа, которые имеют гавайские названия: «*аа*» — мелкоглыбистая, обломочная, с угловатыми кусками, неровной поверхностью лава, «*пахоехое*» (пахойхой) (по: Влодавец, 1984) — монолитная лава с волнистой или иной поверхностью. В исследуемом районе встречаются оба типа. Толбачинский дол примыкает с юга к вулканам Острый и Плоский Толбачик, понижается и удаляется от них приблизительно от 1500 до 800 м над ур. м., а его отдельные безлесные лавовые языки и более обширные покровы опускаются значительно ниже верхней границы леса. Крупнейшим событием в последние столетия истории дола стало извержение 1975 г. под названием Северный прорыв, детально изученное вулканологами. В процессе его излились лавовые потоки общей площадью около 9 км^2, образовались 3 шлаковых конуса высотой до 300 м, было выброшено 0.7 км^3 тефры, [1] которая отложилась на площади 470 км^2 слоем мощностью более 10 см, вызвав на 400 км^2 из них полную гибель растительности (Большое..., 1984). Влияние пеплопадов на растительность было описано (Быкасов, 1981; Сидельников, Шафрановский, 1981; Гришин, 1985; и др.).

Климат этой части Камчатки умеренно континентальный. Лесная растительность представлена в горах чередующимися лесами из *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *Larix kamtschatica* (Rupr.) Carr. и *Betula ermanii* Cham. Подгольцовая полоса представляет собой переход от относительно сомкнутого

---

[1] Тефра — совокупность рыхлых вулканических продуктов (пепел, песок, шлак, лапилли, бомбы), выбрасываемых при извержениях (Влодавец, 1984).

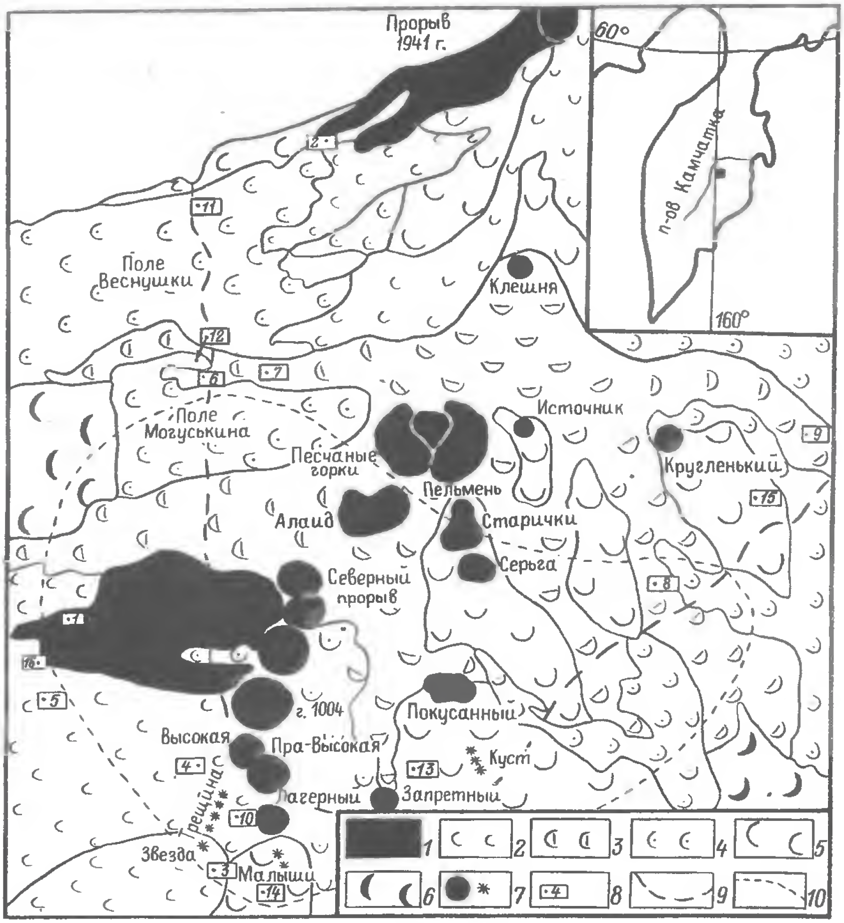


Рис. 1. Схема Толбачинского дола.

1—6 — лавовые потоки, их возраст (по: Брайцева и др., 1981; упрощено): *1* — современные, *2* — до 1000 лет, *3* — 1000—1500, *4* — 1500—2000, *5* — 2000—7500, *6* — 7500—10 000; *7* — конусы вулканических прорывов; *8* — точки описаний, упомянутые в тексте; *9* — условная нижняя граница подгольцовой полосы (изогипса 800 м); *10* — граница растительности, полностью уничтоженной пеплопадом 1975 г.

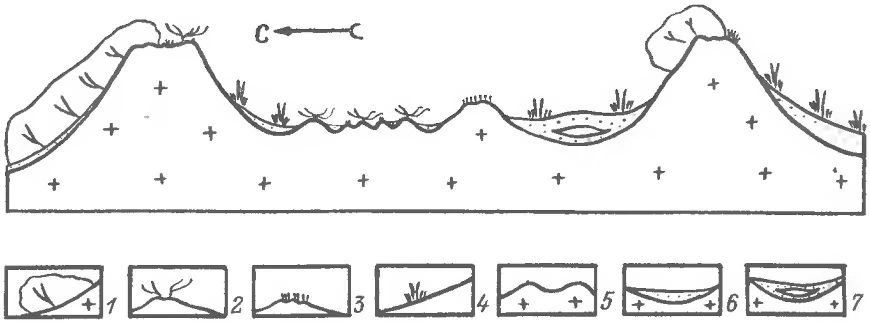


Рис. 2. Распределение растительности по профилю лавового потока Клешня.

1 — заросли ольховника; *2* — кусты кедрового стланика; *3* — петрофильные группировки на обнаженных выходах лавы (*Diapensia obovata, Saxifraga cherlerioides, S. funstonii, Dryopteris fragrans* и др.); *4* — несомкнутые куртинки злаков (*Leymus interior, Bromopsis pumpelliana*); *5* — поперечный профиль лавового потока; *6* — отложения тефры 1975 г.; *7* — захороненные снежинки.

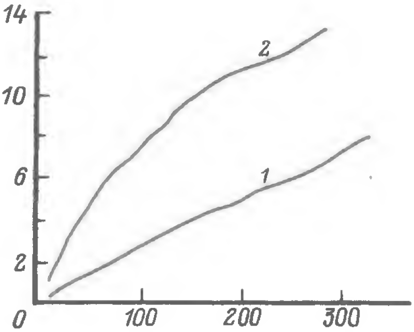


Рис. 3. Радиальный прирост типичных экземпляров лиственницы камчатской на лавовых потоках разного возраста: 500 (*1*) и 1500 лет (*2*).

По оси абсцисс — возраст деревьев, лет; по оси ординат — прирост, см.

леса к горнотундровой растительности и расположена в интервале 800—1100 м над ур. м. В самой полосе преобладают лиственничные редколесья, островки березового леса и заросли ольхового (*Duschekia kamtschatica* (Regel) Pouzar)[2] и кедрового (*Pinus pumila* (Pall.) Regel) стлаников, рассекаемые горнолуговыми сообществами. Растительность дола была обследована автором в 1984—1986 гг. в процессе изучения верхней границы леса в Ключевской группе вулканов, частью которой является вулкан Толбачик (Гришин, 1988; и др.). При проведении полевых работ и дешифрировании аэрофотоснимков приходилось фактически реконструировать облик растительного покрова, так как он был в значительной мере уничтожен и частично погребен под слоем тефры, мощность которой в центральной части дола превышала 2 м. На лавовых потоках различного возраста производились геоботанические описания и закладывались пробные площади размером 0.25 га, на которых измерялись параметры растительных сообществ, а также мощность выпавшей тефры и почвенного горизонта (в последнем оказала содействие Г. А. Селиванова). Предварительные результаты были опубликованы в кратком (Гришин, 1985), а затем в более развернутом виде — в книге Ю. И. Манько и А. Н. Сидельникова (1989).

Датированные вулканологами лавы можно разделить на 6 возрастных групп. Особенности растительности на них рассмотрим по мере увеличения возраста потоков.

I группа. Современные образования представлены потоками Северного прорыва 1975 г. и извержения 1941 г. Для лавы 1975 г. через 10 лет после извержения были характерны незавершившиеся поствулканические явления (повышенная температура, выделение газов, неустойчивость поверхности). Поиски поселившихся растений дали только одну находку на северном склоне борта главного потока, ближе к концу языка (точка *1* на рис. 1). На осыпи из продуктов выветривания лавы *аа*, крайне хрупкой и рассыпающейся, были собраны единичные растения: *Populus suaveolens* Fisch. (возраст 4 года), *Salix parallelinervis* Flod., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *Papaver microcarpum* DC., *Poa* sp., *Polytrichum* sp.

На мелкоглыбистой лаве потоков 1941 г., которые несколькими языками достигают подгольцовой полосы (точка *2*), сосудистые растения поселились на надувах пепла извержения 1975 г. и другого рыхлого материала; наиболее часто отмечался *Poa malacantha* Kom. Сами небольшие глыбы были почти на 100% покрыты лишайниками, среди которых преобладал *Stereocaulon vesuvianum* Pers. (определение А. Г. Микулина).

Таким образом, для лавы *аа* процесс первичного заселения растениями при условии отложения на ней рыхлой пирокластики идет достаточно быстро.[3]

---

[2] Названия растений приводятся по «Определителю...» (1981) с учетом сводки С. К. Черепанова (1981) и сводки «Сосудистые растения...» (1985—1989). Помощь в определении ряда видов оказал В. Я. Якубов.

[3] Аналогичная картина наблюдалась на лавовых потоках Ключевской сопки. Поверхность лавы *аа* быстро перекрывалась тефрой и другими вулканическими отложениями Ключевской сопки, вулкана Безымянного и быстро заселялась растениями. Так, на потоке 1946 г. нами было собрано более 30 видов сосудистых растений, в том числе 5 видов кустарниковых ив, а также подрост *Betula ermanii*, *Populus suaveolens*, *Sorbus kamtschatcensis* Kom.

Некоторые характеристики древесной и кустарниковой растительности на лавовых потоках вулкана Толбачик

Лавовый поток (лавовое поле) конуса	Возраст потока, лет	Высота, м над ур. м.; экспозиция, крутизна склона	Характеристика деревьев					Характеристика кустарников			Мощность почвы, см
			состав пород	количество, шт/га	высота средняя (максимальная), м	диаметр (на высоте груди) средний (максимальный), см	сумма площадей сечения, м²/га	состав	покрытие площади, %	высота, м	
Звезда (точка *3*)	250 (500)	600, равнина	Лк+Тд	8	2(4.5)	10(20)	—	Кс	30	0.3—0.5	1—3(4)
Клешня (точка *6*)	Более 1000	750, западный склон, 5°	Лк	20	3.5(7.5)	8(16)	—	Кс	80	0.5—1.0	8—13(15)
Поле Веснушки (точка *12*)	Более 1500	720, равнина	10Бк+Лк+Рк	396	9.0	25.5	20.6	Ос, Рб	70	1.5—3.0	12—20
Лагерный (точка *10*)	То же	800, юго-западный склон, 5—10°	9Бк1Лк+Еа	Нет данных	10(15)	20(30)	17.0 (15—Бк, 2—Лк)	Ос, Кс	80—90	4—5 1.5—2.5	37—40
Поле Веснушки (точка *11*)	» »	820, западный склон, 10°	10Бк+Лк	464	9.8	21.0	16.1	Ос	80—90	3—5	12—18

Примечание. Условные обозначения: Лк — лиственница камчатская, Бк — береза каменная, Тд — тополь душистый, Рк — рябина камчатская, Еа — ель аянская, Ос — ольховый стланик, Кс — кедровый стланик, Рб — рябина бузинолистная.

Стадия внедрения заканчивается заполнением пионерами всех возможных местообитаний с рыхлым субстратом (микродепрессий, трещин, надувов), поэтому формирование растительного покрова начинается не в виде литосерии (бактерии—водоросли—лишайники — мхи—сосудистые растения), а в виде псаммосерии (Weaver, Clements, 1938). В таких условиях могут поселяться сразу высшие растения, в том числе кустарники и деревья.

II группа. Представлена обширным лавовым покровом прорыва Звезда (точка *3*). Возраст его вулканологи определяют предположительно до 250 лет (связывая с ним лесные пожары на склоне Толбачика в 1740 г., упоминавшиеся первоисследователем Камчатки С. Крашенинниковым). На лаве, которая имеет черты и *аа*, и *пахоехое*, основу растительного покрова составляют низкие разреженные заросли кедрового стланика с единично рассеянными лиственницами (см. таблицу). Возраст отдельных деревьев превышает 400 лет, поэтому возраст потока, вероятно, можно удвоить. Деревья небольших размеров, имеют крайне угнетенный вид; прирост их сильно замедлен (рис. 3), что свидетельствует об исключительно неблагоприятных условиях. Они либо постепенно гибнут в наименее благоприятных местообитаниях, либо в течение нескольких столетий балансируют на грани жизни. Другой древесный пионер — *Populus suaveolens* — еще быстрее исчерпывает «жизнеемкость» своих местообитаний и через несколько десятилетий после поселения погибает от дефицита водного и минерального питания. Таким образом, в течение первых столетий происходят как поселение, так и отмирание деревьев. В итоге общее их количество невелико.

Кедровый стланик обычно укрепляется и заполняет все возможные местообитания, вытесняя пионерные травянистые растения.

Вся растительность этого потока погибла после пеплопада 1975 г. Под слоем тефры на глыбах и плитах лавы находится фрагментарно выраженная почва мощностью 1—3 см. Спустя 2—3 года после извержения на тефре поселились деревья и кустарники, а также травянистые растения.

III группа (около 1000 лет). Представлена потоками прорывов Высокая и Клешня. Лавы Высокой (судя по немногочисленным выходам из-под тефры на высоте 700—900 м над ур. м.) образовали обширные покровы *пахоехое*, которые обтекали островки более древней лавы с развитой растительностью. Бóльшая часть потока покрыта разреженной стланиковой растительностью с маломощным почвенным горизонтом. Так, в разрезе к западу от конуса Высокой на высоте 800 м (точка *4*) отмечен слой почвы мощностью 5 см, перекрытый тефрой мощностью 1.4 м. На высоте 500 м (точка *5*) мощность тефры на лаве уменьшается до 10—12 см и лава освобождена от нее примерно на 50%. Почвенный покров также маломощный. Единичные деревья лиственницы были до 3—5 м выс. и до 10 см в диам. (на высоте груди), прирост крайне замедлен. Здесь же встречаются и деревья тополя почти одинаковых размеров. Живые кустарники создают незначительное покрытие (до 10%), они невысокие (до 0.5—1.5 м), поселились в основном после извержения 1975 г.

На близких по возрасту лавах *аа* прорыва Клешня, которые несколькими рукавами растеклись 1000 лет назад по Толбачинскому долу (точки *6*—*9*), наблюдается более сомкнутая растительность. Характерно появление доминантов новых сообществ; самый основной из них — ольховый стланик. Он поселяется на субстрате, «обработанном» кедровым стлаником. Наиболее благоприятны для ольховника склоны северной экспозиции, на которых (особенно у оснований склонов) накапливается мелкообломочный материал, обогащенный органикой. Разрастаясь, ольховник, вероятно, начинает угнетать светолюбивый кедровый стланик и в конце концов вытесняет его с северных склонов лавовых гряд на плоские пологие днища между грядами, отчасти — на гребни (рис. 2). Вместе с кедровым стлаником в неблагоприятных условиях по-прежнему медленно растет лиственница (в числе нескольких десятков штук на 1 га). Ольховник благодаря массе опада — своего и растущих под его пологом злаков (*Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin. и др.) существенно ускоряет биогеоценотический процесс и подготавливает почву для поселения березы каменной. Мощность почвы на днищах потоков составляла на разных рукавах Клешни 8—13 (точка *6*) и 3—15 см (точка *8*); после отложения тефры растительность на них почти полностью погибла. На крайнем восточном рукаве (точка *9*) выпало лишь 8—10 см тефры, здесь живой кедровый стланик до 0.7—1.5 м выс. покрывает 30—40% площади. Под его пологом встречаются *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *Vaccinium vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L., *Empetrum sibiricum* V. Vassil., *Salix tschuktschorum* A. Skvorts., *Campanula lasiocarpa* Cham., злаки (*Festuca altaica* Trin., *F. kamtschatica* (St.-Yves) Tzvel., *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., *Poa malacantha*, *Trisetum molle* Kunth, *T. alascanum* Nash, *Calamagrostis purpurea* (Trin.) Trin.); латки мхов покрывают до 10% поверхности лавы.

IV группа. Потоки этой возрастной группы (1500 лет) описаны в районах конуса Лагерного (точка *10*) и поля Веснушки (точки *11*, *12*). Рассмотрим особенности растительности на примере сохранившегося после пеплопада островка каменноберезового леса среди зарослей стланика близ ручья Водопадного (точка *11*). Под пологом каменноберезняка (сомкнутость крон 0.6) растет почти сплошной ольховник. Благодаря удаленности от Северного прорыва (около 10 км) мощность выпавшей тефры здесь относительно невелика (12 см), поэтому растительность пострадала не сильно. Усохло 20% берез, почти целиком погиб единично встречающийся кедровый стланик. Общее покрытие живых кустарников составило 20, а травяного яруса — в среднем 80%. В их числе *Ribes triste* Pall.

(cop_{1-2}, 0.5),[4] *Spiraea beauverdiana* Schneid. (cop_1, 0.5), *Pinus pumila* (sp, 0.5—1), *Lonicera caerulea* L. (sp, 0.8), *Atragene ochotensis* Pall. (cop_2, 0.2—0.5), *Salix* sp. (sol, 0.2), *Rhododendron aureum* Georgi (sp, 0.3), *Calamagrostis langsdorffii* (cop_3, 1—1.5), *Solidago spiraeifolia* Fisch. ex Herd. (cop_1, 0.5), *Chamerion angustifolium* (cop_1, 1.2), *Aruncus kamtschaticus* (Maxim.) Rydb. (cop_1, 1.0), *Veratrum oxysepalum* Turcz. (sp-cop_1, 1.0), *Saussurea pseudo-tilesii* Lipsch. (cop_1, 0.3), *Linnaea borealis* L. (cop_1, 0.01), *Trientalis europaea* L., (sp, 0.1), *Rubus arcticus* L. (sp, 0.1), *Moehringia lateriflora* (L.) Fenzl (cop_1, 0.1), *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. (sp, 0.2), *Carex* sp. (sp, 0.8), *Vaccinium vitis-idaea* (sol, 0.05), *Artemisia* sp. (sp, 0.3), *Mertensia kamczatica* (Turcz.) DC. (sp, 0.3), *Pyrola minor* L. (sol, 0.1). Моховой ярус не выражен, покрытие мхами менее 1%. Местами на поверхности видны выходы лавы высотой до 0.5—1 м. По большинству характеристик сообщество вполне сравнимо с островковыми каменноберезняками соседних районов, существующими последние тысячелетия без резких вмешательств вулканической деятельности и сформированными на моренных отложениях.

Если сравнить растительность на лавах 1000- и 1500-летнего возраста, то можно отметить резкое увеличение скорости сукцессии в диапазоне 1000—1500 лет (по сравнению с первым тысячелетием), которое приводит к усложнению структуры растительного покрова. Так, на 1000-летних лавах растительность находится в стадии кедрового стланика и почти не дифференцирована по высотному профилю, а на 1500-летних она отчетливо разделяется на сообщества, которые закономерно меняются на разных высотных уровнях. Помимо ранее существовавших сообществ (кедрового стланика, отчасти ольховника) формируются новые (каменноберезняки, лиственничные редколесья, горнолуговые и горнотундровые сообщества), а некоторые постепенно исчезают (например, петрофильные группировки). Нарастает мощность почвенного профиля, происходит выравнивание вулканогенного микрорельефа. Таким образом, ценотическая и высотно-поясная дифференциация растительности относится к возрастному интервалу 1000—1500 лет.

Необходимо отметить, что сукцессия осуществляется на фоне постоянных вулканогенных воздействий. Так, перед прорывом Высокая (примерно 1000 лет назад) произошла серия мощных извержений в интервале 100—200 лет — Песчаных горок, Алаида и Клешни. При этом было суммарно выброшено тефры в 2.8 раза больше, чем при извержении Северного прорыва (Брайцева и др., 1981). В результате образовались мощные пеплово-шлаковые поля (поле Магуськина, отчасти поле Веснушки и другие участки на более древних потоках), растительность на которых, несомненно, погибла. Этим участкам было в то время около 500 лет, т. е. растительность на них находилась в стадии кедрового стланика, затем после ее гибели за 1000 лет она восстановилась до нынешнего состояния. Таким образом, 1500-летний отрезок течения сукцессии следует отсчитывать с учетом этого и других, менее мощных извержений. С другой стороны, ускорению темпов сукцессии способствовало в значительной степени перекрытие лавовых потоков тефрой.

V группа. Подгольцовая растительность этой группы (более 2000 лет) на потоках возрастом 2000 и 2500 лет полностью погибла. По ее остаткам можно судить о том, что растительный покров приближался к климаксовой стадии, имел выработанные сообщества с хорошо развитыми деревьями и кустарниками, размеры которых соответствовали их высотному положению. Так, на потоке прорыва Куст на высоте 850 м (точка *13*) лиственница была 13 м выс. и до 40 см в диам. (на высоте груди). На потоке прорыва Малыши на высоте 700 м (точка *14*) рос развитый березово-лиственничный лес с примесью ели. Береза достигала 25—40 см в диам., 10 м выс. и более, а лиственница — 30—40 см в диам., 20 м выс. и более. Ольховник под пологом леса был 2.5—3, а кедровый стланик — 1.5—2 м выс.

---

[4] В скобках — обилие по Друде и средняя высота, м.

На потоке прорыва Кругленький (возраст приблизительно 4000 лет) преобладает сохранившаяся растительность. Здесь хорошо выражен лиственнично-ольхово-стланиковый экотон. В нижней его части на высоте 890 м (точка *15*) размещается слабо сомкнутый лес, состоящий из лиственницы [(до 10—15 м выс. и до 30—50 см в диам. (на высоте груди)] с примесью березы каменной (до 8 м выс. и 25 см в диам.), наполовину погибшей после пеплопада. Лесная растительность покрывает примерно 50% площади, а остальную территорию занимают заросли стлаников (преимущественно ольховника) и куртины кустарниковой ивы *Salix parallelinervis*, чередующиеся с луговинами, значительно пострадавшими при пеплопадах 1975 г. Вулканогенный микрорельеф не выражен, а относительно мощный почвенно-пирокластический чехол эродируется временными водотоками.

VI группа. К ней относится поток, возраст которого более 7500 лет (точка *16*). Он представлен фрагментом около языка потока 1975 г. На абсолютной высоте 450 м на нем растет зрелый лиственничный лес из крупных деревьев до 20 м выс. и более, от 25—40 см до 60 см в диам., они стройные, прямые, на стволах есть следы недавнего пожара. В подлеске растут рябины, березы; подрост лиственницы образует ярус (до 6—10 м выс. и в среднем до 8 см в диам.). Ольховник (4—5 м выс.) господствует среди кустарников, покрывающих 80% площади. В их составе *Ribes triste*, *Lonicera caerulea*, *Spiraea beauverdiana*, *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem., *Rosa acicularis* Lindl. Мощность выпавшей тефры составила здесь 10—11 см, что привело к частичной гибели кустарникового яруса и значительному повреждению травяного яруса, который разрежен и покрывает 60% площади (*Solidago spiraeifolia*, *Calamagrostis langsdorffii*, *Carex* sp., *Equisetum sylvaticum* L., *Rubus arcticus*).

Приведенные материалы позволяют предположить, что в данных условиях начиная с этапа 1500-летнего развития растительность по многим показателям приближается к климатическому климаксу (если за эталон его принять растительность смежных районов), но из-за постоянных вулканических воздействий достичь его не может; такое состояние по Климентсу называется субклимаксом. Детальный анализ субклимаксовой и климаксовой стадий, вероятно, возможен по флористическим и структурным критериям, но для этого необходимо изучать неповрежденную растительность.

Особенности сукцессии определяются в значительной мере характером лавового покрова и накопления на нем рыхлого субстрата. На лавах *пахоехое* заселение гладких монолитных поверхностей идет сверхзамедленно, и даже за 1000 лет литосерия часто не продвигается дальше стадии накипных лишайников. Высшие растения заселяют рыхлый субстрат в микродепрессиях и трещинах на лаве, т. е. фактически начинается псаммосерия. Даже закрепившись, они не в состоянии вовлечь всю поверхность лавового покрова в биогеоценотический процесс, и дальнейший ход сукцессии зависит от пространственного соотношения литосерии и псаммосерии. На лаве *аа* это соотношение быстрее изменяется в сторону псаммосерии, что ведет к более ускоренному ходу сукцессии. Это справедливо для всех вулканических районов, и W. A. Eggler (1971) даже определил, что сукцессия на лаве *аа*, состоящей из «мелких и средних кусочков», идет в 16 раз успешнее, чем на «плотной, невыветрелой, тягучей» лаве *пахоехое* (сравнивался уровень накопления биомассы на лавах вулкана Килауэа на Гавайских о-вах). Финальные стадии сукцессии на разных типах лавы, вероятно, характеризуются схожестью, поскольку постепенно образуется мощный почвенно-пирокластический чехол, сглаживающий особенности подстилающей породы.

Другой важный фактор скорости сукцессии — климатические условия. В исследованном районе растениям для достижения субклимакса требуется в 2—3 раза больше времени, чем в приокеанических субтропиках Японии, где, по данным

H. Tagawa (1964), на лавах вулкана Сакурадзима сукцессия длится лишь 500—700 лет.

На протяжении тысячелетий, требующихся для становления климаксовой растительности, действуют и другие факторы, препятствующие или способствующие сукцессии. Главнейшие из них: пожары, климатогенные смены растительности, а главное — пеплопады, повреждающие или уничтожающие растительность. За последние 2000 лет на Толбачинском долу произошло до 10 извержений; крупнейшие из них сравнимы с извержением 1975 г. (Брайцева и др., 1981). В этот же период здесь отлагалась тефра извержений вулканов Шивелуча, Ключевской сопки, Безымянного. Насколько разрушительны крупные пеплопады, показали события 1975 г. Так, подгольцовые каменноберезняки погибли при отложениях тефры более 20 см, а лиственничники — при отложениях тефры более 30—40 см. Меньшие «дозы» приводили к гибели заросли подгольцовых кустарников, горные луга и тундры. После выпадения тефры возможен вариант вторичной сукцессии, которая будет зависеть от степени поражения растительности. Последующие умеренные пеплопады стимулируют ускорение первых этапов сукцессии, превращая ее в псаммосерию.

В заключение следует отметить наиболее существенные черты сукцессии на лавах *аа* в условиях Толбачинского дола. Основываясь на имеющейся периодизации, можно условно выделить 5 стадий сукцессии.

1. Инициальная стадия. Состав и количество внедрившихся видов-пионеров, соотношение жизненных форм, а также объем пространства (поверхности), захваченного ими, зависят от особенностей лавы, наличия рыхлого субстрата на ней, близости источников обсеменения и других причин. В благоприятных условиях в первые же годы поселяются десятки видов высших растений. Продолжительность стадии — до нескольких десятков лет.

2. Стадия становления первичного растительного покрова. В течение этой стадии бóльшую часть доступной поверхности осваивает кедровый стланик, присутствуют также единичные, крайне угнетенные, малорослые лиственницы. На этой стадии появляется фрагментарно выраженная примитивная почва. Продолжительность стадии — сотни лет (условно — до 500 лет).

3. Стадия начальной дифференциации растительного покрова. На этой стадии появляются ольховник и береза, но господствует по-прежнему кедровый стланик. В течение стадии происходит развитие маломощного, но относительно сомкнутого почвенного покрова. Продолжительность стадии — до 1000 лет.

4. Стадия глубокой (ценотической и высотно-поясной) дифференциации растительного покрова. На этой стадии осуществляется развитие климатогенной структуры растительности подгольцовой полосы, сочетающей в себе лесные, редколесные, стланиковые, кустарниковые, горнолуговые и горнотундровые сообщества. Одновременно происходят увеличение мощности почвенного горизонта, нивелировка вулканогенного микрорельефа. Продолжительность стадии — до 1500 лет.

5. Стадия субклимакса. На этой стадии растительные сообщества подгольцовой полосы по флористическим и структурным критериям приближаются к растительности климатического климакса. Происходят уменьшение числа серийных сообществ, нарастание мощности почвенно-пирокластического чехла и частичная нивелировка вулканогенного мезорельефа. Продолжительность стадии — неопределенно длительная, до 2000 лет и более.

Ход сукцессии можно изобразить в виде гипотетического хроноклина (рис. 4), который отражает наиболее вероятный из многочисленных вариантов смен, происходящих при комбинировании многообразных условий, начиная с момента образования ювенильного субстрата. Несмотря на то что исследуемый район неповторим по своим условиям (единственное место новейших лавовых излияний

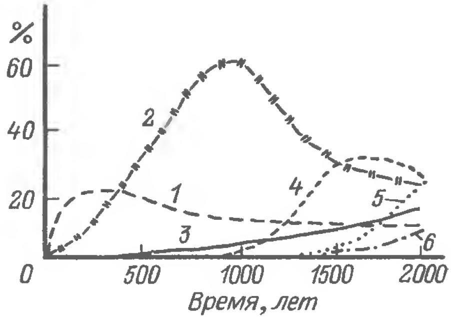


Рис. 4. Обобщенный хроноклин изменения участия растительных сообществ в составе растительного покрова подгольцовой полосы, %, в процессе сукцессии, лет (реконструкция).

1 — травяно-кустарничковые группировки; *2—6* — сообщества: *2* — *Pinus pumila*, *3* — *Larix kamtschatica*, *4* — *Duschekia kamtschatica*, *5* — *Betula ermanii*, *6* — лугов субальпийского типа.

в лесном поясе «хвойного острова» Камчатки), подтверждение верности изложенной схемы хода сукцессии было найдено; на примере ближайших лавовых потоков удалось решить обратную задачу — по растительности достаточно точно оценить возраст ряда потоков лавы Ключевской сопки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большое трещинное Толбачинское извержение (1975—1976 гг., Камчатка). М.: Наука, 1984. 638 с. — *Брайцева О. А., Мелекесцев И. В., Пономарева В. В.* и др. Тефрохронологические и геохронологические исследования Толбачинской региональной зоны шлаковых конусов // Вулканология и сейсмология. 1981. № 3. С. 14—28. — *Быкасов В. Е.* Шлаково-пепловый чехол извержения 1975 г. и поражение растительности Толбачинского дола // Вулканология и сейсмология. 1981. № 1. С. 76—78. — *Влодавец В. И.* Справочник по вулканологии. М.: Наука, 1984. 340 с. — *Гришин С. Ю.* О динамике верхней границы леса в районе вулкана Толбачик // Вулканизм и связанные с ним процессы. Тез. докл. VI Всес. вулканолог. совещ. Петропавловск-Камчатский, 1985. Вып. 3. С. 218—220. — *Гришин С. Ю.* Верхняя граница леса в Ключевской группе вулканов (Камчатка) // Растительный мир высокогорных экосистем СССР. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1988. С. 193—201. — *Гущенко И. И.* Извержения вулканов мира (каталог). М.: Наука, 1979. 476 с. — *Манько Ю. И., Сидельников А. Н.* Влияние вулканизма на растительность. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР, 1989. 184 с. — *Определитель* сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981. 412 с. — *Сидельников А. Н., Шафрановский В. А.* Влияние извержения вулкана Толбачик (1975—1976 гг., Камчатка) на растительность // Лесоводственные исследования на Сахалине и Камчатке. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 107—144. — *Сосудистые* растения советского Дальнего Востока // Отв. ред. С. С. Харкевич. Л.: Наука, 1985—1989. Т. I—IV. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Atkinson I. A. E.* Successional trends in the coastal and lowland forest of Mauna Loa and Kilauea volcanoes, Hawaii // Pacif. Sci. 1970. Vol. 24. N 3. P. 387—400. — *Eggler W. A.* Quantitative studies of vegetation on sixteen young lava flows on the island of Hawaii // Trop. ecol. 1971. N 12(1). P. 66—100. — *Poli E.* Vegetationsgrenzen in vulkangebieten // Archivio Botanico e Biogeographico Italiano. 1970. Vol. 46. Ser. 4. N 15. Fasc. I—II. P. 1—24. — *Tagawa H.* A study of the volcanic vegetation in Sakurajima, South-West Japan. I. Dynamics of vegetation // Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ser. E(Bot.). 1964. Vol. 3. N 3-4. P. 165—228. — *Weaver J. E., Clements F. E.* Plant ecology. 2 ed. N. Y.; London: McGrow-Hill Book Co., 1938. 601 p.

Биолого-почвенный институт
ДВО АН СССР
Владивосток

Получено 11 XI 1990

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.293.376 (575.3)
© 1992

М. П. Андреев, И. Кудратов

LECIDEA (*LECANORALES*) И БЛИЗКИЕ ТАКСОНЫ ЛИШАЙНИКОВ ФЛОРЫ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО И ЦЕНТРАЛЬНОГО ТАДЖИКИСТАНА

M. P. ANDREEV, I. KUDRATOV. *LECIDEA* (*LECANORALES*) AND ITS CLOSELY RELATED TAXA OF LICHEN FLORA FROM THE NORTH-WESTERN AND CENTRAL TAJIKISTAN

Приведены данные о распространении в северо-западных и центральных районах Таджикистана лишайников сборного рода *Lecidea* и выделенных из него таксонов, полученные в результате ревизии всего имеющегося из этого района материала. Указаны 24 вида, относящихся ныне к 5 родам и 3 семействам. Впервые для Таджикистана приводятся *L. bohlinii*, *L. confluescens*, *L. elabens*, *L. sinensis*, *Carbonea vorticosa*, *Tephromela aglaea*; впервые для Средней Азии — *Lecidea plana*, *Carbonea vitellinaria*, *Tephromela armeniaca* и *Cephalophisis leucospila*.

Систематическое изучение лишайников Таджикистана началось приблизительно 25 лет назад с исследований Р. Х. Акрамовой (1965, 1967 и др.) и Н. С. Голубковой (1969, 1973, 1975, 1977 и др.), но касалось оно в основном лишайников восточных районов и Памира (Кудратов, 1985).

В 1972—1990 гг. один из авторов настоящей статьи исследовал лихенофлору северо-западных районов республики, расположенных вне высокогорий Памира. Большая часть материала была собрана в Зеравшанском и Гиссаро-Дарвазском флористических районах. Отдельные коллекции собирались также в Восточно-таджикистанском, Туркестанском и Кураминском районах. Материалы, касающиеся Зеравшанского хр., были обработаны ранее (Кудратов, 1985).

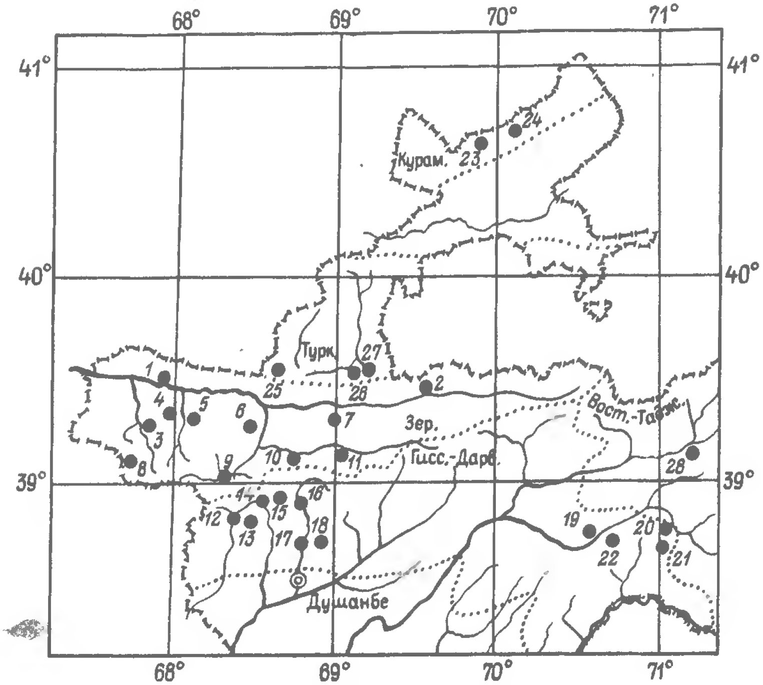
В связи с подготовкой очередного тома «Определителя лишайников СССР» нами был критически пересмотрен весь имеющийся материал, касающийся рода *Lecidea* s. l., т. е. в объеме подрода *Eulecidea* sensu Zahlbr. В настоящее время в основном благодаря работам H. Hertel (1967, 1977, 1983, 1984 и др.) и его учеников (Hertel, Rambold,1985; Schwab, 1986; Rambold, 1989) систематика этой группы лишайников подверглась существенным изменениям, в результате чего появились новые таксоны и восстановлен ряд ранее описанных.

В статье приводятся данные о 24 видах «лецидеоидных» лишайников, собранных в 28 пунктах центрального и северо-западного Таджикистана (см. рисунок). Номера пунктов на карте соответствуют номерам в тексте. Далее приводится список мест сбора с учетом их расположения в пределах районов флоры Таджикистана (Флора ..., 1986).

Зеравшанский флористический район (Зер.)

Южные склоны Туркестанского хребта

1. Кишлак Ёри, 1300—1400 м над ур. м.
2. Правый берег р. Зеравшан, окр. кишлака Туро, на левом берегу р. Туро, 2400—2500 м над ур. м.



Карта района исследований.

1—28 — номера пунктов сбора образцов (объяснения см. в тексте). Пунктиром обозначены границы флористических районов.

Северные склоны Зеравшанского хребта

3. Маргузорские озера: оз. Нофин, 1800 м над ур. м.; озера Хурдак и Маргузор, 1800—2000 м над ур. м.

4. Верховья р. Киштут, ущелье Арчамайдан, родник Зевониён, 2500—2800 м над ур. м.

5. Кишлак Реват, 1800—2000 м над ур. м.; окр. кишлака: ущелье Танги-Сай до урочища Ранги-Марг, 2000—2300 м над ур. м.; урочище Джалол, 3000—3500 м над ур. м.; урочище Шорота, 2000—2100 м над ур. м.; ущелье Дуоба, 2500—2700 м над ур. м.

6. Ущелье Чоры, урочище Маничу, 2000—2900 м над ур. м.

7. Кишлак Каздон в ущелье Каздон, 3000—3400 м над ур. м.

Северные склоны Гиссарского хребта

8. Верховья р. Магиян, ущелье Валанги-Дароз, 3300 м над ур. м.

9. Оз. Искандеркуль, устье р. Сары-Тог, 2270 м над ур. м.

10. Анзобский перевал, 3373—3400 м над ур. м. Подножье перевала, 2500—3000 м над ур. м.

11. Левобережье р. Ягноб, подножье перевала Хоки: урочище Гулвора, 2800—3000 м над ур. м.; урочище Таканс, 2800—3000 м над ур. м.

Гиссаро-Дарвазский флористический район (Гисс.-Дарв.)

Южные склоны Гиссарского хребта

12. Левобережье р. Каратаг, ущелье Темурдара, 1800—2000 м над ур. м.

13. Водораздел рек Каратаг и Ханака, горы Дарвозакан, 2100—2200 м над ур. м.

14. Бассейн р. Ханака, ущелье Аржанак, 1800—2000 м над ур. м.; окр. кишлака Аржанак, 1500—1600 м над ур. м.

15. Плато Ходжа-Обигарм: ущелье Саричу, 2500 м над ур. м.; окр. плато Руи Дашт, 2200—2300 м над ур. м.

16. Левобережье р. Варзоб, напротив ущелья Сияма, в окр. альпинистского лагеря, 1800 м над ур. м.

17. Заповедник Ромит: правый берег р. Сорбо, ущелье Гумотон, 1400—1500 м над ур. м., ущелье Кумочдара, 1400 м над ур. м.; левый берег р. Сардаи-Миена, ущелье р. Вистан, 1800—2000 м над ур. м.; ущелье Холмон, 1300 м над ур. м.; гребень горы над центральной усадьбой, 1500 м над ур. м.

18. Правый берег р. Такоб: урочище Гуркурут, 1800—1850 м над ур. м.; урочище Сай Хокма, 2400 м над ур. м.; плато Сафеддара, 2600—2900 м над ур. м.

Южные склоны хребта Петра I

19. Правый берег р. Сурхоб, ущелье Чилдара, выше кишлака Шака, 1600—1700 м над ур. м.

20. Дорога от кишлака Лангар к перевалу Гардани Кафтар, 2400—3000 м над ур. м.

21. Кишлак Лоджирк, ущелье, 2000—3000 м над ур. м.

Северные склоны Дарвазского хребта

22. Бассейн р. Оби-Хингоу, средняя часть ущелья Яхнок-Дара, 2550 м над ур. м.

Кураминский флористический район (Курам.)

Южные склоны Кураминского хребта

23. Подножье перевала Камчик, ущелье Окташ, 1700—1800 м над ур. м.

24. Правый берег р. Пангоз, урочище Шахи-Арнов, 1800—1900 м над ур. м.

Туркестанский флористический район (Турк.)

Северные склоны Туркестанского хребта

25. Перевал Шахристан, ущелье Кумбель, 2700—2900 м над ур. м.

26. Ущелье Октанги: урочище Кирккозык, 3100—3200 м над ур. м.; урочище Бусагиз, 2400—2700 м над ур. м.

27. Ущелье Кусавли, 2500—2600 м над ур. м.; урочище Дуоба, 2700—2800 м над ур. м.

Восточнотаджикистанский флористический район (Вост.-Тадж.)

Северные склоны хребта Петра I

28. Джиргаталь, плато Карашура, урочище Чису, 3300—3600 м над ур. м.

Сборщиком основной массы образцов является И. Кудратов, в иных случаях сборщик указан.

Семейство *Lecideaceae*

Lecidea Ach. em. Hertel.

1. *Lecidea atrobrunnea* (Lam. et DC.) Schaer. 1828, Lich. Helvet. Spicileg. 3 : 134.

Слоевище светло-коричневое до красно-коричневого, блестящее или матовое, ареолированное до чешуйчатого. Чешуйки, или ареолы, обычно с белой и черной каймой. Сердцевина от J синеет, от K не изменяется. Подслоевище широкое, темное. Гипотеций темно-коричневый или более светлый. Эксципул непигментированный, непрозрачный. Гимениальный слой 40—60 мкм. Споры (6) 8.5—11.5 (15) × (2.5) 3.5—5 (6) мкм. Растет на силикатных и содержащих известь породах.

Широко распространенный вид. Известен в Европе, Азии, Африке, Сев. Америке, Австралии и Антарктике, в СССР — повсеместно, в том числе в

Таджикистане (Hertel, 1977; Кудратов, 1985; Андреев, Байбулатова, 1986; Андреев, Кудратов, 1989).

Зер. *10*: восточнее перевала, на скалах, 19 VIII 1986, №№ 9369 и 9386; 20 VIII 1986, № 9389; подножье перевала, на скалах, 21 VIII 1986, №№ 9462 и 9466; *11*: Гулвора, на скалах, 7 VII 1983, №№ 29 и 31, А. Абдиев.

Гисс.-Дарв. *14*: ущелье, на скале, 18 VIII 1981, №№ 5283 и 5295; *15*: Саричу, на гранитоидных скалах, 20 VI 1982, № 5789; *16*: на валуне, 19 VI 1982, № 5749; *17*: Гумотон, на валуне, 6 VII 1978, № 3475; Вистан, на скале, 19 VII 1979, № 3519; Холмон, на камнях, 9 VI 1987, № 10217; *18*: Гуркурут, на скалах, 29 VI 1982, № 5998; Сай Хокма, на скалах, 5 VII 1986, № 10127, Н. Ниязова; *20*: на валуне, 21 VI 1979, № 4493.

Турк. *26*: Кирккозык, на скалах, 19 VII 1988, № 11010; *27*: Кусавли, на скалах, 23 VIII 1984, №№ 8144 и 8146.

2. *L. bella* Hertel, 1977, Khumbu Himal, 6, 3 : 234.

Слоевище очень похоже на слоевище типового образца, но отличается более темным цветом, блестящее из-за очень толстого рогового слоя (50—70 мкм толщ.). Сердцевина от J синеет. Апотеции сжатые и деформированные, вытянутые в линии, почти без края, часто растрескавшиеся. Гипотеций коричневый. Гимениальный слой 40—50 мкм. Споры 6—7×3—4 мкм. Возможно, это высокогорная экологическая форма *L. atrobrunnea.*

Редкий центральноазиатский вид. Известен в высокогорьях Непала, в СССР — в Таджикистане (Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *10*: восточнее перевала, на камнях и скалах, 20 VIII 1986, № 9391.

3. *L. bohlinii* H. Magn. 1940, Lich. Central Asia, 1 : 48—49; Голубкова, 1973, Нов. сист. низш. раст., 10 : 211, nomen sed non planta.

Внешним обликом напоминает *Aspicilia.* Слоевище от J синеет. Апотеции погруженные. Споры крупные, 17.3—20 (25)×8—10 (12) мкм, в сумках леканоринового типа, без амилоидных структур.

Редкий центральноазиатский вид. Известен в Китае, в СССР — в Киргизии (Андреев, Байбулатова, 1986). Новый для Таджикистана вид. Ранее ошибочно приводился для Вост. Памира (Голубкова, 1973; Hertel, 1977).

Зер. *5*: кишлак, склон вост. экспозиции, на скалах, 27 VIII 1975, № 2746.

Гисс.-Дарв. *12*: на валуне, 11 VII 1981, № 5038; *18*: Гуркурут, на скале, 25 VI 1982, № 5957.

4. *L. coeruleoalbicans* Tomin, 1950, Бот. матер. отд. спор. раст. Бот. инст. АН СССР, 6 : 109.

Слоевище белое, хорошо развито, от J синеет, от K не изменяется. Гипотеций коричневый. Эксципул серо-желтый. Споры 9—11.5×4.5—6 мкм. Вид из группы *L. lapicida*, чрезвычайно близкий к *L. confluescens* Nyl. От *L. lapicida* отличается хорошо развитым мелово-белым слоевищем, более темным гипотецием и более мелкими и короткими спорами. Hertel (1977) объединяет этот вид с *L. lapicida.* От *L. confluescens* отличается экологией — встречается только на гранитах. Анатомо-морфологические различия между 2 видами незначительные. Требует дальнейшего изучения.

Известен в Узбекистане (Hertel, 1977) и Таджикистане (Кудратов, 1985).

Зер. *8*: сухое русло ручья, 29 VII 1972, № 557.

Гисс.-Дарв. *15*: Саричу, на гранитоидных скалах, 20 VI 1982, № 5792.

Турк. *27*: Кусавли, на скалах, 23 VIII 1984, № 8150.

5. *L. confluescens* Nyl. 1874, Flora, 57 : 12.

Слоевище развитое, мелово-белое, довольно толстое, от J синеет, от K не изменяется, Апотеции многочисленные, черные. Эпигимений оливково-коричневый. Гимениальный слой 40—60 мкм. Гипотеций коричневый. Эксципул светло-коричневый или серый, от K не изменяется. Сумки булавовидные, 42—64×12—21 мкм. Парафизы 2—2.3 мкм толщ. Споры 8.5—13×4—6.5 (8.4) мкм Растет на породах со значительным содержанием извести.

Вид из группы *L. lapicida*, отличающийся от *L. coeruleoalbicans* только кальцефильностью.

Арктоальпийский вид. Известен в Сев. и Центр. Европе, в СССР — в Киргизии (Hertel, 1977). Новый для Таджикистана вид.

Зер. *2*: на скале, 25 VII 1974, № 2269.

Гисс.-Дарв. *12*: на валуне, 11 VII 1981, № 5068; *19*: на камне, 15 VI 1979, № 4294; *22*: на камне, 3 VII 1965, № 7216, У. Маматкулов.

6. *L. elabens* Fr. 1822, Kgl. Vetensk.-Acad. Nya Handl.: 256. — *L. melancheima* Tuck. 1848, Proc. Amer. Acad. Arts and Sc. 1 : 260. — *L. ferganensis* Tomin, 1950, Сб. науч. тр. АН БССР, Инст. биол., 1 : 78.

Слоевище ареолированное, довольно толстое, голубовато-зеленоватое. Кора и сердцевина от K желтеют, от P желтеют или становятся оранжевыми, или не изменяются. Апотеции черные, 0.5—1 мм в диам., выпуклые без края или плоские с краем, с голубоватым налетом. Гимениальный слой около 60 мкм. Гипотеций и эксципул светлые, под ними часто встречаются водоросли. Споры 8.5—11×4.5—5.5 мкм. По M. Inoue (1982), размеры спор 6—11×2—4 мкм. Встречается на древесине хвойных пород.

Образцы полностью соответствуют типу *L. ferganensis* (LE) и диагнозу *L. elabens*. В нашем материале представлены 2 хеморассы — P^+ и P^-.

Широко распространенный бореально-монтанный вид. Известен в Европе, Азии, Сев. Америке, Австралии, в СССР — в лесной зоне европейской части, на Урале, Сев. Кавказе, в Зап. Сибири, в Узбекистане (*L. ferganensis*). Новый для Таджикистана вид.

Турк. *26*: Кирккозык, на древесине, 19 VII 1988, №№ 10972, 10984 и 10992.

7. *L. fuscoatra* (L.) Ach. 1803, Method. Lich.: 44.

Слоевище светло-коричневое или охристое, тонкое, 0.3—0.5 (1.2) мм толщ., ареолированное, ареолы угловатые, 0.5—1 мм шир., вогнутые, с приподнимающимся порошистым светлым краем, от J, K и P не изменяется, кора от C краснеет. Апотеции 0.5—0.7 мм в диам., угловатые, плоские или вогнутые, иногда слабо выпуклые, черные с серым налетом, с тонким выступающим серым краем, расположены между ареолами. Гипотеций темный. Эксципул коричневатый, светлый. Гимениальный слой 40—50 мкм. Споры 8.5—9×4—4.5 мкм.

Широко распространенный вид. Известен в Европе, Азии, Африке, Сев. Америке, Новой Зеландии и Антарктике, в СССР — от Арктики до Кавказа, на Урале и в Ср. Азии, в том числе в Таджикистане (Голубкова, 1973; Андреев, Байбулатова, 1986).

Гисс.-Дарв. *17*: Холмон, 9 VI 1987, № 10221. Образец № 10223 из этого же района, определенный нами как *L. lygotropa* Nyl. (Андреев, Кудратов, 1989), видимо, также относится к *L. fuscoatra*. Указание *L. lygotropa* для Таджикистана следует считать ошибочным. *17*: гребень над центральной усадьбой, на валуне, 30 V 1978, № 3450.

8. *L. lapicida* (Ach.) Ach. 1803, Method. Lich. 37.

Слоевище тонкое, развито слабо, серовато-зеленоватое, от J не изменяется или синеет, от K не изменяется. Апотеции мелкие, многочисленные. Гимениальный слой 50—60 мкм. Гипотеций коричневый. Эксципул бесцветный или светло-коричневый. Споры 8.5—14×(2.8) 3.5—4.2 (5) мкм.

Широко распространенный вид. Известен повсеместно, а также в СССР, в том числе в Таджикистане (Голубкова, 1973; Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *5*: Танги-Сай, на скалах, 27 VII 1989, № 11598.

Гисс.-Дарв. *13*: 14 VII 1981, № 5148; *14*: окр. кишлака, 19 VII 1981 и 20 VII 1981, №№ 5338, 5349 и 5372, А. Саидов; *15*: Руи Дашт, на валуне, 21 VI 1982, № 5822; *17*: Кумочдара, на осыпи, 29 V 1978, № 3438.

Курам. *23*: на камнях, 21 VII 1987, № 9850; *24*: на камнях, 12 VII 1987, № 9502.

9. *L. leprosolimbata* (Arnold) Lettau ex Poelt. 1960, Mitt. Bot. München, 3 : 578. — *L. atrobrunnea* f. *leprosolimbata* (Arnold) Arnold. 1894, Ber. Bayer, Bot. Ges. Anhangzu, 3 : 21. — *L. syncarpa* Zahlbr. 1918, Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien, 68 : 10.

Слоевище светло-коричневое, ареолированное, очень редко (№ 9435) верхушки ареол разрываются, образуя подобия соралий. Кора от К краснеет, от Р желтеет, сердцевина от Р желтеет. Содержит норстиктовую кислоту. Апотеции черные. Гипотеций узкий, около 50 мкм, светлый или темный, с нечеткой нижней границей. Споры 8—13×4—5.6 мкм. Спорный вид, отличающийся от *L. atrobrunnea* только наличием норстиктовой кислоты.

Известен в горах Сев., Центр. и Южн. Европы, в СССР — в Таджикистане (Андреев, Кудратов, 1989).

Зер. *10*: подножье, на скалах, 21 VIII 1986, № 9435; *11*: Гулвора, на скалах, 7 VII 1983, № 44, А. Абдиев.

Гисс.-Дарв. *18*: Сафеддара, на скалах, 23 VI 1982, № 5882; *21*: 23 VI 1979, № 4522.

Турк. *27*: Дуоба, на скалах, 27 VII 1988, № 11217; Кусавли, на скалах, 23 VIII 1984, № 8139.

10. *L. paratropoides* Müll. Arg. 1874, Flora, 57 : 348—349. — *L. austromongolica* H. Magn. 1944, Lich. Central Asia, 2 : 23—24; Голубкова, 1969, Нов. сист. низш. раст., 6 : 230; Голубкова, 1973, Нов. сист. низш. раст., 10 : 211.

Слоевище отсутствует. Сердцевина под апотецием — J^-. Апотеции черные, блестящие. Гипотеций темный. Эксципул светло-коричневый, лецидеиновый, от С не изменяется. Споры 8—11.5×3.3—4.5 мкм. От близкого вида *L. promiscens* отличается негативной реакцией сердцевины с J, более короткими спорами, а также экологией и распространением.

Распространен в сухих областях Центр. Европы и Азии, в СССР известен в Ср. Азии и Казахстане, в том числе в Таджикистане (Голубкова, 1973; Hertel, 1977; Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *7*: на скалах, 26 VII 1990, № 12675.

Турк. *25*: Кумбель, на камнях в арчевнике, 12 VII 1988, № 10637.

11. *L. plana* (Lahm in Koerb.) Nyl. 1872, Flora, 55 : 552.

Слоевище тонкое, развитое слабо, почти исчезающее, обычно обитает по трещинам, от К, С и J не изменяется. Апотеции многочисленные, 1—1.5 мм в диам., плоские, с краем. Гипотеций бесцветный. Эксципул бесцветный, желтоватый или светло-коричневый. Споры узкие, 9.5—11.5 (13)×3—4.2 (5.5) мкм. От близких видов отличается светлым гипотецием и узкими спорами.

Известен в Европе, Азии, Сев. Америке и в Австралии, в СССР — в европейской части от Арктики до Украины и в Зап. Сибири. Новый для Ср. Азии вид.

Зер. *11*: Гулвора, на скалах, 7 VII 1983, №№ 16 и 36, А. Абдиев.

Гисс.-Дарв. *14*: окр. кишлака, на скале, 20 VII 1981, № 5369, А. Саидов; *15*: Руи Дашт, на валуне, 21 VI 1982, № 5808; *18*: Гуркурут, на скале, 25 VI 1982, № 5953.

Курам. *23*: на камнях в полыннике, 22 VII 1987, № 9889.

Турк. *26*: Бусагиз, сев. экспозиция, на камнях в арчевнике, 24 VII 1988, № 11150.

12. *L. promiscens* Nyl. 1872, Flora, 55 : 358.

Слоевище тонкое, паутинистое, развитое плохо, от J слабо синеет. Апотеции многочисленные, плотно сжатые, собранные в линии, черные с тонким серым краем. Гипотеций коричневый. Эксципул желто-серый или светло-коричневый. Споры 9—11.5 (14.5)×3—4.5 мкм. От *L. paratropoides* отличается амилоидной сердцевиной, более крупными и длинными спорами, экологией и распространением.

Арктоальпийский вид. Известен в Европе, Азии, Сев. Америке и Австралии, в СССР — в Арктике, на Сев. Кавказе, Дальнем Востоке и в Ср. Азии, в том числе в Таджикистане (Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *11*: Гулвора, на скалах, 7 VII 1983, № 21, А. Абдиев.

Гисс.-Дарв. *18*: Сафеддара, на валуне, 23 VI 1982, №№ 5860 и 5863.

13. *L. sinensis* H. Magn. 1940, Lich. Central Asia, 1 : 58—59.

Слоевище около 2 см в диам., коричневое, 2—5 мм толщ., по краю почти лопастное. Подслоевище незаметное. Растет на силикатной горной породе совместно с *Acarospora cupreoatra*, частично наползая на нее. Сердцевина от K, C, P и J не изменяется, кора от C слабо краснеет или не изменяется. Апотеции черные. Гипотеций коричневый. Эксципул от C краснеет. Гимениальный слой 40—60 мкм. Споры 6.9—9 (11.5)×4—6 мкм.

Редкий центральноазиатский вид. Известен в Китае, в СССР — в Ср. Азии (Андреев, Байбулатова, 1986). Новый для Таджикистана вид.

Гисс.-Дарв. *17*: центральная усадьба, на валуне, 30 V 1978, №№ 3448 и 3450.

14. *L. tessellata* Flk. 1819, Deutsche Lichenen, Teil 4, 5, N 64. — *L. pavimentans* H. Magn. 1940, Lich. Central Asia, 1 : 50—51; Голубкова, 1969, Нов. сист. низш. раст., 6 : 230—231; Голубкова, 1973, Нов. сист. высш. раст., 10 : 212.

Слоевище толстое, 2—2.5 мм толщ., слитное, серое, иногда с зеленоватым оттенком. Местами по краям ареол, на поверхность выходят водоросли. От K, C, P и J не изменяется. Апотеции черные, с налетом. Гипотеций светлый. Эксципул неразвитый. Гимениальный слой 40—60 (80) мкм. Споры 8.5—12 (14)×4—6 мкм.

Широко распространенный арктоальпийский вид. Известен в Европе, Азии, Сев. и Южн. Америке, в СССР — в Арктике и в горах Крыма, Кавказа и Ср. Азии, в том числе в Таджикистане (Голубкова, 1969, 1973; Hertel, 1977; Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *8*: на скале, 28 VII 1972, № 497.

Турк. *26*: Кирккозык, на камнях в арчевнике, 19 VII 1988, №№ 11008 и 11014; *27*: Кусавли, на скалах в арчевнике, 26 VII 1988, №№ 11178 и 11208.

15. *L. umbonata* (Hepp) Mudd, 1861, Manual Brit. Lich.: 204. — *L. exornans* (Arnold) Nyl. 1872, Flora, 55 : 358.

Слоевище белое, тонкое, паутинистое, растет по трещинам в сланцах, от K, C и J не изменяется. Апотеции 0.3—0.5 мм в диам., сидячие, черные, с выпуклым краем и возвышением в центре. Гипотеций коричневый или бесцветный. Эксципул с красно-коричневыми или красно-фиолетовыми включениями внутри, от C не изменяется. Гимениальный слой 50—60 (80) мкм. Сумки 33×13 мкм. Споры (8) 9.9—12.5×(5.3) 6—8.5 мкм.

Распространенный арктоальпийский вид. Известен в Европе, Азии, в Сев. и Южн. Америке, в СССР — в Якутии, на Кавказе и в Ср. Азии, в том числе в Таджикистане (Кудратов, 1985; Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *7*: на скалах, 26 VII 1990, № 12676; *10*: подножие, на скалах, 21 VIII 1986, № 9453.

Семейство *Lecanoraceae*

Carbonea (Hertel) Hertel

16. *Carbonea vitellinaria* (Nyl.) Hertel, 1983, Mitt. Bot. München, 19 : 442. — *Lecidea vitellinaria* Nyl. 1852, Bot. Not.: 177.

Арктоальпийский вид. Растет на *Candelariella vitellina*. Известен в Сев. и Центр. Европе и в Новой Зеландии. Новый для Ср. Азии вид.

Гисс.-Дарв. *14*: на скале, 18 VII 1981, № 5283, А. Саидов.

17. *C. vorticosa* (Flk.) Hertel, 1983, Mitt. Bot. München, 19 : 442. — *Lecidea vorticosa* (Flk.) Koerb. 1855, Syst. Lich. Germ.: 251—252.

Гипотеций темный. Эксципул углисто-черный. Гимениальный слой 55—65 мкм. Парафизы членистые, вверху утолщенные. Споры 9.3—13.2×5.3—6.7 (9.9) мкм. От типового образца отличается более широкими спорами и менее яркой окраской гимениального слоя.

Широко распространенный арктоальпийский вид. Известен в Европе, Азии, Сев. и Южн. Америке, в Новой Зеландии и Антарктиде, в СССР — в Арктике, на Урале, в Зап. Сибири, на Сев. Кавказе и в Киргизии (Андреев, Байбулатова, 1986). Новый для Таджикистана вид.

Турк. *25*: Кумбель, на камнях в арчевнике, 12 VII 1988, № 10672.

Lecidella Koerb. em. Hertel et Leuck.

18. *Lecidella carpathica* Koerb. 1861, Parerga Lich.: 212. — *Lecidea carpathica* (Koerb.) Szat. 1916, Bot. Közlem. 15 : 26. — *L. subsmaragdula* H. Magn. 1940, Lich. Central Asia, 1 : 54—55. — *L. diffractula* H. Magn. 1944, Lich. Central Asia, 2 : 22—23.

Слоевище белое или бело-серое, головчато-ареолированное, толстое, до 2 мм толщ., от K желтеет, от P и J не изменяется. Апотеции многочисленные, около 1 мм в диам. Эксципул и гипотеций коричневые. Гимениальный слой 60—90 мкм, синеватый, неинсперсный. Сумки 55×26 мкм. Споры 10—16×5—8.5 мкм.

Широко распространенный нитрофильный и кальцефильный вид. Встречается в горах и на равнинах от Арктики до аридных районов Центр. Азии. Известен в Европе, Азии, Африке, Сев. и Южн. Америке, в СССР — в Арктике, на Украине, в Сибири, на Кавказе, в Казахстане и Ср. Азии, в том числе в Таджикистане (Голубкова, 1969, 1973; Hertel, 1977; Кудратов, 1985; Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *3*: оз. Нофин, на камнях, 22 VII 1989, № 11523; *4*: на голой древесине арчи, 19 VIII 1975, № 2650; *5*: Шорота, на камнях, 24 VII 1972, № 346; *7*: на скалах, 26 VII 1990, № 12655.

Курам. *24*: 1200—1400 м над ур. м., на камне, 12 VII 1987, № 9500.

19. *L. euphorea* (Flk.) Hertel, 1981, in J. Poelt et A. Vězda, Bibl. Lichenologica, 16 : 201. — *Lecidea euphorea* (Flk.) Nyl. 1857, Memoir. Soc. Sci. Nat. Cherbourg, 5 : 126. — *L. glomerulosa* (DC.) Steud. 1824, Nomenclat. Botan.: 244.

Слоевище слитное, довольно тонкое, от K желтеет, от C не изменяется. Апотеции черные, без налета. Эпигимений красноватый. Гимениальный слой, эксципул и гипотеций неинсперсные. Споры 11.6—16×4.8—6.4 мкм, т. е. несколько уже, чем приводит Hertel (10—16×6—9 мкм) (Poelt, Vězda, 1981). Растет на коре и древесине.

Широко распространенный вид, предпочитающий горные районы. Известен в Европе, Азии и Сев. Америке, в СССР — повсеместно, от Арктики до южных границ, в том числе в Таджикистане (Кудратов, 1985; Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *5*: Дуоба, на древесине арчи, 19 VII 1977, № 1066.

Гисс.-Дарв. *16*: на коре ореха, 19 VI 1982, № 5753.

20. *L. patavina* (Massal.) Knoph et Leuck. 1990, Bibl. Lechenologica, 36 : 116—129. — *Lecidea patavina* Massal. 1852, Richerche Auton. Lich.: 69. — *Lecidella inamoena* (Müll. Arg.) Hertel, 1971, Willdenowia, 6, 2 : 249—250. — *L. alaiensis* (Vain.) Hertel, 1973, Herzogia, 2 : 501. — *L. spitsbergensis* (Lynge) Hertel et Leuck. 1969, Willdenowia, 5, 3 : 375.

Слоевище тонкое, слитное, мелкоареолированное, белое или зеленовато-белое, часто исчезает или растет по трещинам в древесине, от K и C не изменяется. Апотеции многочисленные, черные, до 1—1.5 мм в диам., плоские с выпуклым краем или выпуклые без края, часто располагаются линиями. Эпигимений оливково-красновато-коричневый. Гипотеций бесцветный. Эксципул бесцветный или желтовато-коричневый, с толстыми сильно желатинизированными гифами. Гимениальный слой 80—90 мкм. Гипотеций, гимениальный слой и эксципул инсперсные, часто с кристаллическими включениями. Споры 11—16.5×6.5—10 мкм. Растет на содержащих известь и силикатных породах.

Широко распространенный арктоальпийский вид. Известен под названиями *L. alaiensis, L. inamoena* и *L. spitsbergensis* в Европе, Азии, Сев. Америке, Сев. Африке, в СССР — в Арктике, Сибири, на Кавказе и в Ср. Азии, в том числе в Таджикистане (Голубкова, 1973; Hertel, 1977; Кудратов, 1985; Андреев, Байбулатова, 1986; Андреев, Кудратов, 1989).

Зер. *1*: пестроцветы, на скалах, 19 VII 1989, № 11389; *3*: оз. Нофин, на валунах и скалах, 22 VII 1989, № 11519; озера Хурдак и Маргузор, на скалах, 23 VII 1989, № 11553; *5*: Джалол, на камне, 14 VII 1976, № 3137; *9*: березняк, на камне, 19 VII 1972, № 29; *10*: восточнее перевала, 20 VIII 1986, № 9391.

Гисс.-Дарв. *13*: на скале, 14 VII 1981, № 5176.

Вост.-Тадж. *28*: морена, на валуне, 24 VII 1978, № 3866.

21. *L. stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuck. 1969, Willdenowia, 5, 3 : 375. — *Lecidea stigmatea* Ach. 1810, Lich. Univ.: 161.

Слоевище белое или серовато-зеленоватое, тонкое или отсутствует, иногда головчато-ареолированное, до чешуйчатого, от J не изменяется, от K слабо желтеет. Апотеции черные, мелкие. Эпигимений оливково-коричневый или синеватый. Гипотеций, эксципул и гимениальный слой бесцветные, неинсперсные и без кристаллических включений. Споры 11.6—16×9—10 мкм.

Широко распространенный вид. Известен в Европе, Азии, Сев. и Южн. Америке, Австралии, Новой Зеландии и Антарктике, в СССР — повсеместно, от Арктики до Кавказа и Ср. Азии, в том числе в Таджикистане (Голубкова, 1973, 1977; Hertel, 1977; Кудратов, 1985; Андреев, Байбулатова, 1986).

Зер. *5*: Ранги-Марг, на скалах, 27 VII 1989, № 11623.

Гисс.-Дарв. *13*: на валуне, 14 VII 1981, № 5170.

Tephromela Choisy

22. *Tephromela aglaea* (Sommerf.) Hertel et Rambold, 1985, Bot. Jahrb. Syst. 107 : 494. — *Lecidea aglaea* Sommerf. 1826, Suppl. Fl. Lappon.: 144.

Слоевище серое, желтовато-серое, кремовое, до зеленоватого, матовое, очень толстое, до 4—5 мм. Сердцевина от K, C, P и J не изменяется, кора от K и P желтеет. Апотеции черные, выпуклые, без выраженного края, погруженные. Эпигимений оливково-зеленый или сине-зеленый. Эксципул и гипотеций бесцветные. Гимениальный слой 50—60 мкм. Парафизы 3—6 мкм толщ., с неутолщенными апикальными клетками. Споры 8.4—11.5×3.5—5.6 (8) мкм.

Широко распространенный арктоальпийский вид. Известен в Европе, Азии и Сев. Америке, в СССР — в Арктике, Карелии, Сибири и Ср. Азии (Андреев, Байбулатова, 1986). Новый для Таджикистана вид.

Зер. *6*: на скале, 29 VI 1976, № 3052; *7*: на скалах, 26 VII 1990, №№ 12682 и 12685; *11*: Таканс, на камнях, 8 VII 1983, № 72, А. Абдиев.

23. *T. armeniaca* (DC.) Hertel et Rambold. 1985, Bot. Jahrb. Syst. 107 : 494. — *Lecidea armeniaca* (DC.) Fr. 1825, Syst. Orb. Veget.: 286.

Слоевище красновато-коричневое, светло-коричневое или кремовое, слитное, толстое, до 3—5 мм толщ., по краям почти фигурное, с чешуйчатыми белоокаймленными краевыми лопастями и черным подслоевищем, от C и J не изменяется. Кора от K краснеет, от P желтеет, сердцевина от P желтеет. Апотеции крупные, погруженные. Гипотеций светло-коричневый или почти бесцветный, с нечеткой нижней границей. Эксципул плохо развит. Гимениальный слой 50—60 мкм. Парафизы 4—6 мкм толщ. (в KOH — до 7 мкм), с неутолщенными апикальными клетками, очень сильно желатинизированные. Споры 6.5—11×3.5—5 мкм.

Широко распространенный арктоальпийский вид. Известен в Европе, Азии, Сев. Америке и Австралии, в СССР — в Арктике, Карпатах, на Кавказе, Урале, в Сибири. Новый для Ср. Азии вид.

Зер. *5*: Джалол, на скале, 14 VII 1976, №№ 3135 и 235. Образцы №№ 3125 и 3127 из этого же района, неправильно определенные нами как *Lecidea bucculenta* Hertel (Андреев, Кудратов, 1989), видимо, относятся к *Tephromela armeniaca* и *T. aglaea*. Указание *Lecidea bucculenta* для Таджикистана следует считать ошибочным. *11*: Таканс, на скалах, 8 VII 1983, № 6277; № 89, А. Абдиев.

Вост.-Тадж. *28*: на валуне, 23 VII 1978, № 3840.

Семейство *Teloschistaceae*

Cephalophysis (Hertel) Kilias

24. *Cephalophysis leucospila* (Anzi) Kilias et Scheidegger, 1985, in H. Kilias, Herzogia, 7 : 181—190. — *Lecidea leucospila* Anzi, 1862, Comment. Soc. Crit. Ital. 1, 3 : 156. — *L. ultima* Th. Fr. 1879, Journ. Linn. Soc. Bot. 17 : 363.

Слоевище отсутствует. Апотеции мелкие, 0.2—0.3 мм в диам., черные или выпуклые с тонким краем, расположены в углублениях породы. Эпигимений сине-зеленый. Гимениальный слой 35—40 мкм. Гипотеций и эксципул темно-коричневые. Парафизы около 3 мкм толщ., септированные, верхние 2—3 клетки головчато утолщены до 5—7 мкм и окрашены. Споры почти круглые, (4.2) 5.3—5.6 (8)×4—5.3 (6) мкм. Растет на известняках.

Арктоальпийский вид. Известен в Европе и Сев. Америке, в СССР — в Арктике. Новый для Ср. Азии вид.

Зер. *8*: на скале, 28 VII 1972, № 497.

Кроме вышеуказанных видов, для Таджикистана известны еще 2 вида из рассматриваемой нами группы лишайников: *Lecidea gypsicola* Llimona (Hertel, 1977; Pišut, 1978) — Гисс.-Дарв. и *L. usbekica* Hertel (Кудратов, 1985; Андреев, Байбулатова, 1986) — Зер. и Гисс.-Дарв.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Акрамова Р. Х. Новые виды лишайников из Таджикистана // Узб. биол. журн. 1965. № 4. С. 42—44. — *Акрамова Р. Х.* Лишайники бассейна р. Бартанг и их флористико-географический анализ: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Душанбе, 1967. 20 с. — *Андреев М. П., Байбулатова Н. Э.* Новые и интересные для Казахстана и Средней Азии лишайники родов *Lecidea* Ach. и *Lecidella* Koerb. // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 163—170. — *Андреев М. П., Кудратов И.* Интересные и новые для СССР виды лишайников из семейства *Lecideaceae* // Нов. сист. низш. раст. 1989. Т. 26. С. 101—105. — *Голубкова Н. С.* Виды рода *Lecidea* Восточного Памира, новые для флоры лишайников СССР // Нов. сист. низш. раст. 1969. Т. 6. С. 229—232. — *Голубкова Н. С.* Первый систематический список лишайников Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1973. Т. 10. С. 206—223. — *Голубкова Н. С.* Лишайники Восточного Памира // Нов. сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 250—263. — *Голубкова Н. С.* О географических связях лишайников Памира // Нов. сист. низш. раст. 1977. Т. 17. С. 172—185. — *Кудратов И.* Лишайники горного Зеравшана. Душанбе: Дониш, 1985. 111 с. — *Флора* Таджикской ССР. Т. 8. Л.: Наука, 1986. 519 с. — *Hertel H.* Revision einiger calciphiler formenkreise der Flechtengattung *Lecidea* // Beih. zur Nova Hedwigia. 1967. Bd 24. S. 1—155. — *Hertel H.* Gesteinsbewohnende Arten der Sammelgattung *Lecidea* (*Lichenes*) aus Zentral-, Ost- und Südasien // Khumbu Himal. 1977. Bd 6. H. 3. S. 145—378. — *Hertel H.* Über einige aus *Lecidea* und *Melanolecia* (Ascomycetes lichenisati) auszuschliessende Arten // Mitt. Bot. München. 1983. Bd 19. S. 441—447. — *Hertel H.* Über *Saxicola,* lecideoide Flechten der Subantarktis // Beih. Nova Hedwigia. 1984. Bd 79. S. 399—499. — *Hertel H., Rambold G. Lecidea* sect. *Armeniacae*: lecideoide Arten der Flechtengattungen *Lecanora* und *Tephromela* (*Lecanorales*) // Bot. Jahrb.

Syst. 1985. Bd 107. H. 1-4. S. 469—501. — *Inoue M.* The genera *Lecidea*, *Lecidella* and *Huilia* (*Lichenes*) in Japan. I. *Lecidea* // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 2 (Botany). 1982. Vol. 18. N 1. P. 1—55. — *Kilias H.* *Cephalophysis* (Hertel) Kilias gen. nov., eine weitere Gattung der *Teloschistaceae* mit einzelligen sporen // Herzogia. 1985. Bd 7. H. 1-2. S. 181—190. — *Pišut I.* Neue und interessante Flechten aus Sowjet-Zentralasien // Preslia. 1978. Bd. 50. H. 3. S. 193—197. — *Poelt J.*, *Vězda A.* Bestimmungsschlüssel europaischer Flechten. Vaduz: Cramer, 1981. Ergänzungsheft 2. 390 S. — *Rambold G.* A monograph of the saxicolous lecideoid lichens of Australia (excl. Tasmania). Bibl. Lichenol. Bd 34. Vaduz: Cramer, 1989. 345 S. — *Schwab A.* Rostfarbene Arten der Sammelgattung *Lecidea* (*Lecanorales*). Revision der Arten Mittel- und Nordeuropas // Mitt. Bot. München. 1986. Bd 22. S. 221—476.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург
Институт ботаники
АН Таджикистана
Душанбе

Получено 24 IV 1991

УДК 582.893 (47 + 57)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков

JOHRENIA PLATYCARPA (*UMBELLIFERAE*) — НОВЫЙ ВИД ДЛЯ ФЛОРЫ СССР

M. G. PIMENOV, E. V. KLJUYKOV. *JOHRENIA PLATYCARPA* (*UMBELLIFERAE*), A NEW FOR THE FLORA OF THE USSR SPECIES

Сообщается о находке в Центральном Копетдаге нового для флоры СССР вида *Johrenia platycarpa*. Приводится описание строения плода этого вида.

Во время одного из экспедиционных маршрутов в Центральном Копетдаге в апреле 1990 г. мы собрали не известный ранее для Туркмении, для Средней Азии и для флоры СССР вид *Umbelliferae*. К сожалению, ввиду раннего периода сбора растение находилось только в фазе весеннего отрастания листьев; о растении в целом, точнее о его высоте и морфологии стеблей и зонтиков, можно было судить только по остаткам прошлогодних неплохо сохранившихся побегов.

Сопоставление наших гербарных экземпляров (Туркмения, Центральный Копетдаг, верховье р. Арваз, ниже пос. Караул, урочище Ипай-кала, осыпь шиферных сланцев, 25 IV 1990, № 14, М. Г. Пименов, Е. В. Клюйков, MW) с описаниями *Umbelliferae* во «Flora Iranica» (Rechinger, 1987) и образцами из гербария Ботанического института АН СССР (LE) позволило идентифицировать сборы как *Johrenia platycarpa* Boiss. — новый для флоры СССР вид из восточно-средиземноморско-переднеазиатского рода *Johrenia* DC., относящегося к трибе *Peucedaneae* Dumort. По сравнению с несколькими сборами из Ирана, хранящимися в БИН, наши образцы более мощные, листья у них более крупные (это может объясняться фазой их развития и влажными условиями периода сбора, так как у растений, собранных в середине лета, в период цветения—плодоношения первые листья уже могут отсыхать), а конечные дольки их не имеют коротких остроконечий, которые обычно (но не всегда) есть у экземпляров *J. platycarpa* из Ирана. Тем не менее все существенные признаки вида у наших сборов выражены хорошо.

Находка *J. platycarpa* в Копетдаге еще раз свидетельствует о тесной ботанико-географической связи Копетдага и Ирана (Камелин, 1970). Общий ареал *J. platycarpa* почти не выходит за пределы Ирана (вне этой страны до сих пор

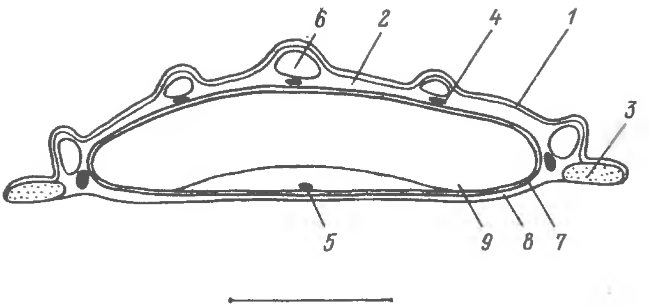


Схема поперечного среза мерикарпия *Johrenia platycarpa.*

1 — экзокарпий, *2* — мезокарпий, *3* — аэренхима, *4* — реберные проводящие пучки, *6* — реберные секреторные канальцы, *7* — эндокарпий, *8* — семенная оболочка, *9* — эндосперм. Масштабная линейка — 1 мм.

вид был известен только из юго-западного Афганистана), где этот вид распространен от западной (пров. Арак) и южной (пров. Фарс) частей страны до северо-востока пров. Хорасан. Из пров. Хорасан известно несколько сборов, сделанных в непосредственной близости от советской границы (Rechinger, 1987), так что с этой точки зрения находка вида в туркменской части Копетдага вполне логична.

Даем номенклатурную справку о новом для флоры СССР виде.

Johrenia platycarpa Boiss., 1844, Ann. Sci. Nat., sér. 3, 1 : 308 (descr.); ejusd. 1859, Diagn. Pl. Or. Nov., sér. 2, 6 : 80 (descr. emend.).

Typus (syntypi): In jugo Elburs. P. M. R. Aucher-Eloy, 4567, 4568 (G-BOISS, iso — LE! et al.), 4582 (G-BOISS).

Род *Johrenia* насчитывает 15 видов, из которых только один — *J. paucijuga* (DC.) Bornm. — ранее приводился для флоры СССР (южное Закавказье). После обработки рода P. E. Boissier (1872) во «Flora Orientalis» лишь в статье J. Bornmueller (1930) были критически разобраны некоторые виды, а в работе С. Г. Тамамшян (1952) дано подробное карпологическое описание 2 видов — *J. paucijuga* (DC.) Bornm. и *J. fungosa* Boiss. (*J. tortuosa* (Fisch. et C. A. Mey.) Chamberlain). *J. platycarpa* принадлежит к группе видов с не типичным для рода строением плодов. Поскольку номенклатурно оформленного подразделения рода еще нет, можно сослаться только на неформальную группировку Boissier, в которой выделены 2 карпологические группы, одна из них разбита на 2 подгруппы. У ряда видов рода, включая типовой вид *J. dichotoma* DC., ребра плода губчато утолщенные, а крупные реберные канальцы погружены в губчатую ткань, причем у одних видов ребра хорошо выделяются, а у других разрастания губчатой ткани наблюдаются также в ложбинках, в результате чего ребра незаметны (Тамамшян, 1952). В отличие от этих видов у *J. platycarpa* перикарпий более тонкий, как у видов рода *Peucedanum*. Boissier (1872) считал единственным существенным отличием плодов этого вида от плодов *Peucedanum* наличие у *J. platycarpa* крупных реберных канальцев.

По материалам из LE (Elbours. Aucher-Eloy, N 4567) нами составлено новое описание плодов *J. platycarpa*, поскольку ранее они были охарактеризованы только в самых общих чертах. Плоды сильно уплощенные со спинки мерикарпиев, 5—6 мм дл. и 3—3.5 мм шир., в очертании овальные. Краевые ребра коротко-крыловидные, спинные нитевидные или вальковидные. Подстолбия коротко-конические. Стилодии 0.4—0.5 мм дл., отогнутые на спинную сторону мерикарпиев. Мерикарпии на поперечном срезе сильно сжатые со спинки. Комиссура широкая; экзокарпий однослойный, из мелких клеток, прерывается близ дистальных концов краевых ребер. Основная паренхима мезокарпия состоит из мелких тонкостенных клеток, в краевых ребрах — из сравнительно крупных клеток аэренхимы с несколько утолщенными оболочками и щелевидными порами.

Реберные проводящие пучки тонкие. Ложбиночных секреторных канальцев нет. В ребрах всегда имеются одиночные крупные экстрафасцикулярные секреторные канальцы. Эндокарпий и семенная оболочка из мелких тонкостенных клеток. Эндосперм с комиссуральной стороны почти плоский (см. рисунок).

Приведенное выше строение плодов довольно сильно отличается от описанных в литературе (Тамамшян, 1952) 2 карпологических типов в роде *Johrenia,* хотя для всех 3 моделей плода характерно сходное строение секреторной системы — отсутствие ложбиночных и наличие крупных одиночных реберных канальцев (вместилищ). Это свидетельствует о том, что род *Johrenia* нуждается в критической ревизии, и мы намерены заняться таким исследованием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Ботанико-географические особенности флоры советского Копетдага // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1451—1463. — *Тамамшян С. Г.* Критические заметки о родах *Phlojodicarpus* Turcz. и *Stenocoelium* Ldb. // Бот. материалы. Герб. БИН АН СССР. Л., 1952. Т. 14. С. 265—277. — *Boissier P. E. Umbelliferae* // Flora Orientalis. Genève; Basel, 1872. Vol. 2. P. 819—1090. — *Bornmueller J.* Kritische Bemerkungen ueber einige orientalische Arten der Gattung *Johrenia* nebst Beschreiburg zweier neuer Typen // Feddes Repert. 1930. Bd 28. S. 33—53. — *Rechinger K. H. Johrenia* DC. // Flora Iranica. Graz. 1987. Lfg. 162. S. 374—379.

Ботанический сад МГУ
им. М. В. Ломоносова
Москва

Получено 21 VI 1991

УДК 005 : 582.948.2 (470.43)

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

С. В. Саксонов, Н. С. Раков

ANEMONOIDES×KORZHINSKYI (*RANUNCULACEAE*) — НОВЫЙ ГИБРИДОГЕННЫЙ ВИД ИЗ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

S. V. SAKSONOV, N. S. RAKOV. *ANEMONOIDES×KORZHINSKYI* (*RANUNCULACEAE*), A NEW HYBRIDOGENOUS SPECIES FROM THE MIDDLE VOLGA RIVER REGION

Описан новый для науки гибридогенный вид *Anemonoides×korzhinskyi* (*A. altaica×A. ranunculoides*).

В среднем Поволжье, а именно в Правобережных районах Волги встречаются 2 представителя рода *Anemonoides* — *A. altaica* (C. A. Mey.) Holub и *A. ranunculoides* (L.) Holub. Еще С. И. Коржинским в 1892 г. описана помесь между ними, которая была известна лишь в одном пункте: «В окрестностях Казани около так называемого „Чертового угла“, где она была открыта впервые П. Н. Крыловым. Здесь она растет в липовом лесу на пространстве немногих квадратных сажен, обильно развиваясь из года в год. Будучи пересажена в Казанский ботанический сад, она росла несколько лет и приносила немного зрелых плодов. Это местонахождение чрезвычайно интересно ввиду того, что из родичей нашей формы только *A. ranunculoides* встречается в окрестностях Казани и обильно растет в том же липовом лесу у „Чертового угла“. Что же касается до *A. altaica*, то она до сих пор не найдена в Казанской губернии»[1] (Коржинский, 1892 : 64).

---

[1] В настоящее время в Татарии *A. altaica* встречается в двух предволжских районах (в северном и южном елово-пихтовых и смешанных лесах) и одном заволжском — в восточнозакамской лесостепи (Смирнова, 1979).

При исследовании в Жигулевском заповеднике (Самарская обл.) и на востоке центральной части Приволжской возвышенности (Ульяновская обл.) мы установили произрастание гибрида *A. altaica*×*A. ranunculoides*, описанного Коржинским (1892).

По поводу гибридогенной природы этого вида Коржинский (1892 : 63) писал: «Растения во всех частях представляют средние признаки между *A. altaica* и *A. ranunculoides*. Форма корневища, снабженного выдающимися листовыми бугорками и неравномерно утолщенного, равно как и значительное число чашелистиков, говорит самым определенным образом за то, что в образовании этой формы принимала участие *A. altaica*, но никак не *A. nemorosa*, у которой корневище гладкое, цилиндрическое, как у *A. ranunculoides*... Плодовитость этой формы сильно ослаблена: цветень развита неравномерно; семена вызревают у редких экземпляров и обыкновенно не более 2—4 плодиков на одной головке».

Поскольку приоритет открытия этого гибрида принадлежит Коржинскому, узаконивая новый для науки гибридогенный вид, мы назвали его в честь выдающегося русского ботаника, академика С. И. Коржинского (1861—1900).

Anemonoides* ×*korzhinskyi Saksonov et Rakov sp. hybr. nov. (= *A. altaica* ×*A. ranunculoides*) — Rhizoma horizontale, plus minusve curvatum, vestigiis foliorum valde elevatis. Folia radicalia et caulina conformia, ultima majora, 5—7 cm lg. et 4—6 cm lt., ternata, petiolis 1—3 cm lg. Caulis 15—20 (35) cm alt. Pedicelli 5—7 (12) cm lg, breviter et adpresse pubescentes. Flores 25—30 mm in diam., 1—2 (flos alter minor). Tepala pallide sulphureo-flava, 13—16 mm lg, et 6—10 mm lt., glabra. Floret IV—intio V.

Typus: Prov. Samara, montes Zhiguli, reservatum publicum Zhiguliense, in viciniis pag. Bachilova Poljana, parcella 17, fundus pharangii, 11 V 1984, N 51, S. Saksonov (LE, isotypi — MW, MNA et Herbarium reservati Zhiguliensis).

Affinitas. Hybrida inter species *A. altaica* et *A. ranunculoides*. A speciebus parentalibus floribus pallide sulphureo-flavis differt.

Area geographica. Habitat in silvis frondosis et mixto-frondosis partis orientalis elevationis Subvolgensis: prov. Samara (Zhiguli), Uljanovsk (montes Undorskienses), respublica autonoma Tatarica.

Корневище горизонтальное, б. м. изогнутое, с сильно выдающимися листовыми следами. Прикорневые и стеблевые листья одинаковой формы, последние крупные, 5—7 см дл. и 4—6 см шир., тройчатые, с черешками 1—3 см дл. Стебель 15—20 (35) см выс. Цветоножки 5—7 (12) см дл., коротко-прижато-опушенные. Цветки 25—30 мм в диам., в числе 1—2 (второй цветок более мелкий). Листочки околоцветника бледно-сернистожелтые, 13—16 мм дл. и 6—10 мм шир. Цветет в апреле—начале мая.

Тип: Самарская обл., Жигули, Жигулевский заповедник, окр. пос. Бахилова Поляна, квартал 17, дно оврага, 11 V 1984, № 51, С. Саксонов (LE, изотипы в Гербариях Московского университета (MW); Главного ботанического сада АН СССР (МНА) и Жигулевского заповедника).

Родство. Гибрид между *A. altaica* и *A. ranunculoides*. От родительских видов отличается бледно-сернистожелтыми цветками.

Распространение. Встречается в лиственных и смешанно-лиственных лесах восточной части Приволжской возвышенности: Самарская обл. (Жигули), Ульяновская обл. (Ундорские горы), Татарская АССР.

Исследованные образцы (specimia examinata): Ульяновская обл., окр. сел. Ундоры, сев. экспозиция Черталинского оврага, липняк волосистоосоковый, 24 IV 1990, № 3726, С. В. Саксонов, Н. С. Раков (LE, MW, MNA); Самарская обл., Жигули, заповедник, надпойменная терраса Волги, лиственный лес, у тропы на утес Шелудяк, 27 IV 1983, № 1673, С. В. Саксонов (Гербарий Жигулевского заповедника).

Мы считаем, что гибрид *A. altaica*×*A. ranunculoides* заслуживает биноминального названия, так как клоны его могут встречаться при отсутствии одного из родительских видов и существовать неограниченно долго. Сходный с *A.×korzhinskyi* гибрид *A. nemorosa ×A. ranunculoides* имеет биноминальное название *Anemonoides ×lipssensis* (Beck) Rostal.

В заключение авторы выражают глубокую благодарность Н. Н. Цвелеву за деятельное участие в обсуждении материала и оказанную помощь при написании статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях // Изв. Томск. ун-та. 1892. Кн. 5. С. 71—299. — *Смирнова А. Г.* Сем. *Ranunculaceae* — Лютиковые // Определитель растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1979. С. 152—160.

Жигулевский государственный заповедник
им. И. И. Спрыгина
пос. Бахилова Поляна
Ульяновский государственный педагогический
институт

Получено 11 VII 1991

УДК 665.347.4

© Бот. журн., 1992 г., т. 77, № 1

А. Л. Буданцев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *NEPETA* (*LAMIACEAE*). СЕКЦИЯ *NEPETA*

A. L. BUDANTSEV. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *NEPETA* (*LAMIACEAE*). THE SECTION *NEPETA*

Представлен систематический обзор (ключ для определения и аннотированный список) видов типовой секции рода *Nepeta*.

Мы продолжаем серию публикаций, посвященных систематике рода *Nepeta* L. — котовник (Буданцев, 1990а, б, 1991а, б).

Sect. *Nepeta* — Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 159, p. p. — Sect. *Cataria* Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 476, p. p.; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 348. — Sect. *Pycnonepeta* § *Betonicoideae* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 373, p. p. — Sect. *Eunepeta* § *Cataria* (Benth.) Boiss. et § *Stenostegiae* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 673, 638. — Sect. *Stenostegiae* (Boiss.) Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 176.

Тип: *N. cataria* L.

Соцветия продолговатые, более или менее плотные или рыхлые, разветвленные, кистевидные, цветки в полузонтиках или в ложных мутовках. Прицветники линейно-ланцетные или шиловидные, короче чашечки. Чашечка с прямой или согнутой трубкой, в зеве прямая, слабо или сильно скошенная, зубцы ланцетные, треугольно-ланцетные, острые или заостренные, венчик синий, розовый, палевый, трубка короче или в 1.5—2 раза длиннее чашечки, средняя лопасть нижней губы вогнутая. Эремы бородавчатые или морщинистые. Многолетние травы с прямыми или восходящими, простыми или разветвленными стеблями.

Одна из наиболее многочисленных секций рода, большинство представителей которой сосредоточено главным образом в Средиземноморье. В состав секции входят виды нескольких групп родства (вокруг, в частности, *N. nepetella* L., *N. azurea* R. Br. ex Benth., *N. racemosa* Lam., *N. betonicifolia* C. A. Mey. и др.), границы которых, как, впрочем, и границы секции в целом, не вполне четко очерчены. Так, по форме чашечки к видам типовой секции близки афганские *N. rugosa* Benth. и *N. brachyantha* Rech. f. et Edelb., которые рассматриваются нами в составе секции *Sparthonepeta* (Briq.) Rech. f.; виды, близкие к *N. azurea*

(*N. biloba* Hochst. ex Benth., *N. woodiana* Hedge); для которых характерно длинное колосовидное соцветие, состоящее из плотных многоцветковых полузонтиков на коротких ножках, сближаются с некоторыми представителями также средиземноморской секции *Subinterruptae* (Benth.) Ubera et Valdés.

В предлагаемом обзоре виды секции *Nepeta* входят в состав 3 подсекций, которые выделены на основании различий в деталях строения чашечки и скульптуры поверхности эрем.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕКЦИИ *NEPETA*

1. Чашечка с прямой трубкой; если трубка согнутая, то чашечка в зеве прямая или слабо скошенная, с более или менее одинаковыми зубцами . . . 2
+ Чашечка с согнутой трубкой, в зеве более или менее сильно скошенная, зубцы нижней губы, как правило, короче зубцов верхней 7
2. Трубка чашечки согнутая . . . . 7. *N. alaghezi*
+ Трубка чашечки прямая 3
3. Стебли в верхней части разветвленные, листья до 2—4 см шир. 4
+ Стебли в верхней части обычно простые, растения с более узкими листьями 5
4. Растения опушены простыми и железистыми волосками, листья сидячие, зубцы чашечки 4 мм дл. . . . . 3. *N. autraniana*
+ Растения опушены ветвистыми волосками, листья на черешках 0.5—2 см дл., зубцы чашечки 1.5—2.5 мм дл. . . . . 2. *N. elymaitica*
5. Листья широкояйцевидные или округлые 6
+ Листья продолговато-яйцевидные, яйцевидные . . . . . . 6. *N. betonicifolia*
6. Растения коротко густо опушенные, зубцы чашечки треугольно-ланцетные . . . . 5. *N. kotschyi*
+ Растения оттопыренно опушенные, зубцы чашечки линейно-шиловидные . . . . 4. *N. persica*
7. Растения сильно ветвистые в средней и верхней частях, главные побеги вместе с фертильными боковыми образуют кистевидные соцветия . . 8
+ Растения с простыми или слабо (только в верхней части) ветвистыми побегами, общее соцветие продолговатое, колосовидное, пирамидальное или цилиндрическое, плотное или рыхлое 11
8. Эремы морщинистые, венчик палевый, чашечка 5—7 мм дл. . . 1. *N. cataria*
+ Эремы бородавчатые, венчик сине-фиолетовый, чашечка 8—11 мм дл. . . 9
9. Стебли 20—50 см выс., цветки в нижней части соцветия собраны в рыхлые раскидистые полузонтики на более или менее длинных (до 3 см дл.) ножках, листья в основании клиновидные или обрезанные, до 1.5 см шир. . . . . 10. *N. cyanea*
+ Стебли 50—150 см выс., цветки в нижней части соцветия собраны в более или менее плотные полумутовки или в полузонтики на более коротких ножках, листья в основании сердцевидные 10
10. Зубцы чашечки треугольно-ланцетные, заостренные, 2—3 мм дл. . . . . 8. *N. grandiflora*
+ Зубцы чашечки треугольные, острые, около 1 мм дл. . . . . . 9. *N. zangezura*
11. Листья зубчатые или пильчато-зубчатые 12
+ Листья городчатые 15
12. Листья голые или рассеянно опушенные . . . . 25. *N. agrestis*
+ Листья более или менее густо опушенные или шерстистые 13
13. Прицветники 1.5—4 мм дл., достигающие 1/4 чашечки 14
+ Прицветники 4—6 мм дл., достигающие 1/2 чашечки . . . . . 24. *N. boissieri*
14. Венчик палевый, с розоватыми пятнами на нижней губе или розовый . . . . 22. *N. nepetella*
+ Венчик сине-фиолетовый . . . . 23. *N. amethystina*

15. Цветки собраны в плотные полузонтики на коротких (до 0.5 см дл.) ножках, образующие длинное колосовидное соцветие до 35 см дл. 16

+ Соцветие более короткое, цветки в нижней его части собраны в полузонтики, в верхней части — в полумутовки или все цветки в полузонтиках на более длинных ножках 19

16. Зубцы чашечки 0.5—1.1 см дл., трубка венчика сильно согнутая, в 1.5—2 раза длиннее чашечки, листья сероватые, густо прижато опушенные, средние и верхние стеблевые листья сидячие . . . . 17. *N. curviflora*

+ Зубцы чашечки 1.5—2 мм дл., трубка венчика едва длиннее чашечки, листья зеленые, рассеянно опушенные, средние и верхние стеблевые листья сидячие 17

17. Растения густо опушены железистыми волосками, венчик беловатый . . . . 16. *N. woodiana*

+ Растения опушены простыми волосками и сидячими железками, венчик сине-фиолетовый 18

18. Прицветники 5—8 мм дл., короче трубки чашечки, оттопыренно опушенные . . . . 19. *N. biloba*

+ Прицветники 1—2 мм дл., короче трубки чашечки, прижато опушенные . . . . 18. *N. azurea*

19. Венчик беловатый или светло-желтый 20

+ Венчик сине-фиолетовый 21

20. Стебли и листья мохнатые от длинных (около 1 мм дл.) оттопыренных волосков, прицветники почти равны чашечке, зубцы чашечки ланцетные, заостренные . . . . 21. *N. barbara*

+ Стебли и листья прижато опушенные более короткими волосками, прицветники в 2—2.5 раза короче чашечки, зубцы треугольно-ланцетные, острые . . . . 20. *N. atlantica*

21. Чашечка зеленая, опушенная белыми прижатыми волосками, венчик 9—11 мм дл. 22

+ Чашечка фиолетовая, густо опушенная оттопыренными синими и белыми волосками, венчик 10—20 мм дл. 23

22. Листья 0.7—1.5 см. дл., 0.5—1 см шир., стебли прижато опушенные . . . . 15. *N. deflersiana*

+ Листья 1.5—7 см дл., 1.5—3.5 см шир., стебли оттопыренно опушенные . . . . 14. *N. sudanica*

23. Все цветки собраны в полузонтики 24

+ Цветки в нижней части соцветия собраны в полузонтики, в верхней части — в сидячие полумутовки или все цветки в полумутовках . . 11. *N. racemosa*

24. Растения в соцветии опушены железистыми волосками, трубка венчика в 1.5 раза длиннее чашечки . . . . 13. *N. longiflora*

+ Растения в соцветии опушены простыми волосками, трубка венчика немного длиннее чашечки . . . . 12. *N. stenantha*

Subsect. 1. *Nepeta*. — Subsect. *Leiocarpae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 520. Эремы морщинистые.

Тип: *N. cataria* L.

1. *N. cataria* L. 1753, Sp. Pl.: 570; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 349; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 333; Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 159; Stewart, 1972, Ann. Cat. Vasc. Pl. West. Pakist.: 619; Huang, 1977, Fl. Reip. Pop. Sin., 65, 2 : 298; Гладк. 1978, Фл. европ. ч. СССР, 3 : 146; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 141; Hedge and Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 270; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 299. Описан из Европы «Hab. in Europa» (726/1, LINN).

На лугах, травянистых, степных склонах, по опушкам лиственных лесов, у воды, вдоль дорог, на сорных местах, от предгорий до 3300 м над ур. м.

Распространение. Европа (кроме крайних западных и северных районов); СССР: европ. часть (кроме аркт. районов), Кавказ, Зап. Сибирь (юг), Каззахстан, Средняя Азия (Тянь-Шань, Памиро-Алай, Копетдаг), Дальн. Вост. (заносное); Юго-западная Азия (от Турции до Афганистана); Пакистан (Белуджистан); Индия (Гималаи); Китай (центральные и южные районы). Одичавший в Японии, Южной Африке и Северной Америке.

Морфологически этот вид весьма изменчив в зависимости от характера местообитаний. Растения более увлажненных и затененных мест слабо опушенные, с более крупными, тонкими листьями в отличие от более или менее густо опушенных растений открытых и отностительно сухих местообитаний.

Естественную границу распространения *N. cataria* установить трудно, поскольку он издавна культивируется (а впоследствии и натурализуется) как лекарственное и пряно-ароматическое (особенно цитральсодержащая форма) растение.

Subsect. 2. ***Betonicifoliae*** **[Pojark.] A. Budantz. subsect. nov.** — Ser. *Betonicifoliae* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 361,descr. ross. — Sect. *Pycnonepeta* § *Betonicoideae* Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 373, stat. indef. — Calyx tube recto, ore recto vel leviter oblique, dentes aequilonges. Eremi tuberculati.

Typus: *N. betonicifolia* C. A. Mey.

Чашечка с прямой трубкой, в зеве прямая или слабо скошенная, зубцы одинаковые. Эремы бугорчатые.

Тип: *N. betonicifolia* C. A. Mey.

2. *N. elymaitica* Bornm. 1911, Beih. Bot. Zentralbl. 28 : 487; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 177; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124.

Тип: «Persia occidentalis, in monte Schuturunkuh Luristaniae (Elymeae), 28 VIII 1902, Th. Strauss» (B!).

На влажных тенистых местах, 2000—3000 м над ур. м.

Распространение. Ирак (Курдистан); Иран (зап.).

3. *N. autraniana* Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7, 4 : 248; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 178; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 123.

Тип: Ирак «Kurdistania Riwandous (ad fines Pers.) in m. Handarin, 1300 m s. m., 6 VI 1893, N 1684a, J. Bornmüller» (B!).

Известен только тип.

4. *N. persica* Boiss.1853, Diagn. Pl. Or., nov. ser. 1, 12 : 66; Hedge and Lamond, 1968, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 28, 2 : 117; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 182; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126.

Лектотип: «Persia australis, Aucher-Eloy, N 5137» (G, isolectotypus LE!).

На каменистых сухих склонах, 1000—2800 м над ур. м.

Распространение. Афганистан: Паропамиз, Газни-Кандагарское плоскогорье, Гиндукуш (юго-запад); Иран (Загрос, Кухруд, Эльбурс, Восточно-Иранские горы).

5. *N. kotschyi* Boiss. 1846, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 7 : 50; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 183; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 125.

Лектотип: «Persia australis, in rupibus in merid. spectantibus pr. urbem Schiraz, 3 V 1842, N 320, Th. Kotschy» (G. isolectotypus LE!).

На каменистых склонах, 1500—2500 м над ур. м.

Распространение. Иран (Загрос).

6. *N. betonicifolia* C. A. Mey. 1831, Verz. Pfl. Cauc.: 92; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 361; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 177; Hedge and Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 277. — *N. kronenburgii* Freyn, 1901, Bull. Herb. Boiss, 2, 1 : 280; Rech. f. 1982, l. c.: 181.

Лектотип: «in montibus Talüsch, C. A. Meyer» (LE!).

Мы согласны с I. Hedge, J. Lamond (1982) и Ю. Л. Меницким (1987) в том, что детали строения соцветий (расставленные, с малоцветковыми ложными мутовками или плотные, многоцветковые), лежащие в основе разделения рядов *Betonicifoliae* Pojark. и *Strictifoliae* Pojark. (Пояркова, 1954), отражают внутривидовую изменчивость *N. betonicifolia.*

1. Соцветия плотные, цилиндрические или яйцевидные, ложные мутовки многоцветковые (до 20 цв.) . . . . . . 6a. *N. betonicifolia* subsp. *betonicifolia*
+ Соцветия рыхлые, ложные мутовки расставленные, малоцветковые (до 10 цв.) . . . . 6b. *N. betonicifolia* subsp. *strictifolia*

a) *N. betonicifolia* subsp. *betonicifolia* — *N. betonicifolia* C. A Mey. subsp. *somkhetica* (Kapeller) Menitsky, 1987, Фл. Арм. 8 : 47. — *N. somkhetica* Kapeller, 1931, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 5 : 35; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 362. — *N. grossheimii* Pojark. 1953, Бот. мат. (Ленинград) 15 : 310; Поярк. 1954, цит. соч.: 363.

На травянистых степных склонах, лугах, 1500—2500 м над ур. м.

Распространение. СССР: Кавказ (Главный Кавказский хр., Восточное и Южное Закавказье); Иран (Армянское нагорье).

b) *N. betonicifolia* subsp. *strictifolia* (Pojark.) Menitsky, 1987, Фл. Арм. 8 : 47; — *N. strictifolia* Pojark. 1953, Бот. мат. (Ленинград) 15 : 303; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 365. — *N. speciosa* Boiss. et Noë, 1859, Diagn. Pl. Or., nov. ser. 2, 4 : 24; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 179. — *N. buhsei* Pojark. 1953, Бот. мат. (Ленинград) 15 : 299; Поярк. 1954, цит. соч.: 366.

Тип: «Азербайджан, Нахичеванская АССР, Нахичеванский район, близ родника Алма-Булаг, 1900—2000 м над ур. м., на горно-степных склонах, 10 VI 1947, А. Гроссгейм, И. Ильинская, М. Кирпичников» (LE!).

На травянистых склонах, в разреженных лесах, 1500—2300 м над ур. м.

Распространение. СССР: Кавказ (Южное Закавказье); Турция (хр. Тавр, Восточная Анатолия); Иран (Армянское нагорье).

В Армении имеет ряд переходных форм к типовому подвиду.

7. *N. alaghezi* Pojark. 1953, Бот. мат. (Ленинград) 15 : 307; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 366.

Тип: «Алагез, ущ. Каранлых (Мантаевское), к юго-востоку от г. Зиарат, субальпийский луг, 2700 м, 15 VIII 1932, Е. Буш и Н. Буш» (LE!).

На травянистых склонах и субальпийских лугах, 2000—2800 м над ур. м.

Распространение. СССР: Кавказ (Южное Закавказье).

Возможно, является промежуточным звеном между *N. racemosa* и *N. betonicifolia.* Не исключено его гибридное происхождение.

Subsect. 3. *Tuberculatae* Pojark., 1954, Фл. СССР, 20 : 520.

Чашечка с согнутой трубкой, в зеве скошенная, верхние зубцы короче нижних. Эремы бугорчатые.

Тип. *N. grandiflora* Bieb.

8. *N. grandiflora* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 42; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 359, p. p.; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 334; Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 160; Гладк. 1978, Фл. европ. ч. СССР, 3 : 146; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300; Меницк. 1987, Фл. Арм. 8 : 45.

Лектотип: «Ex Caucaso, Herb. M. Bieberstein» (LE!).

Среди степного и субальпийского разнотравья, на лугах, 500—2000 м над ур. м.

Распространение. Средняя и Южная Европа (заносное); СССР: европейская часть (кроме северных и восточных районов), Кавказ (кроме Западного Закавказья).

9. *N. zangezura* Grossh. 1928, Beih. Bot. Zentralbl. 44, 2 : 234; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 335; Меницк. 1987, Фл. Арм. 8 : 45. — *N. grandiflora* auct. non Bieb.: Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 359, p. p.

Тип: «Armenia, prov. Zangezur, prope pagum Megry, c. 1000 m, in silvis, 30 V 1923, A. A. Grossheim» (BAK?).

По опушкам в лесном поясе, до 1200 м над ур. м.

Распространение. СССР: Кавказ (Зангезурский хр.).

10. *N. cyanea* Stev. 1812, Mém. Soc. Nat. Moscou, 3 : 265; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 353; Аскер. 1967, в Гроссг. Фл. Кавк. 7 : 337. — *N. ruprechtiana* Boiss. 1879, Fl. Orient. 4 : 661.

Описан из Дагестана «in glareosis circa Chinalug, Steven» (H).

1. Чашечка длинно оттопыренно опушенная, мохнатая, листья зеленые . . . . 10a. *N. cyanea* subsp. *cyanea*
+ Чашечка коротко или почти прижато опушенная, не мохнатая, листья сероватые, густо короткоопушенные . . . 10b. *N. cyanea* subsp. *biebersteiniana*

a) *N. cyanea* subsp. *cyanea* — *N. kubanica* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 520. — *N. czegemensis* Pojark. 1954, цит. соч.: 521.

На каменистых склонах, скалах, осыпях, выходах известняков, нередко в сосновых лесах, 1200—3000 м над ур. м.

Распространение. Северный Кавказ (аридные котловины от р. Кубань до Дагестана).

N. czegemensis и *N. kubanica*, по нашему мнению, являются формами типичной *N. cyanea*, процесс обособления которых, вероятно, проходил не без участия subsp. *biebersteiniana*. Так, у *N. czegemensis* чашечка мохнатая, листья сероватые, а у *N. kubanica* чашечка с более короткими (но оттопыренными) волосками, листья зеленовато-серые.

b) *N. cyanea* subsp. *biebersteiniana* (Pojark.) A. Budantz. stat. nov. — *N. cyanea* Stev. var. *biebersteiniana* Trautv. 1877, в Тр. Бот. сада, 5 : 470. — *N. biebersteiniana* Pojark. 1954, Фл. СССР, 20 : 357.

Тип: Кавказ, «Dagestan australis, pr. Achty, 1874, N 114 A. Becker»(LE!).

Распространение. СССР: Кавказ (Дагестан, Сев. Осетия).

На каменистых и щебнистых склонах, скалах, среди горно-степной растительности, 1000—2000 м над ур. м.

11. *N. racemosa* Lam. 1785, Encycl. Méth. Bot. 1 : 711; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 180; Hedge and Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 276; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 126.

Тип: «Levant, N 1432, Tournefort» (P. photo!).

N. racemosa является ядром полиморфного комплекса восточносреднеземноморских котовников секции *Nepeta*. Неясность границ этого вида отмечал еще G. Bentham (1834), однако для нас существенны точки зрения более поздних авторов, в распоряжении которых имелся богатый фактический материал. Во «Флоре СССР» признаются самостоятельными 5 видов, близких к *N. racemosa*, которые составляют цикл *Mussinianae* Pojark.: *N. mussinii* Spreng, *N. reichenbachiana* Fisch. et Mey., *N. hajastana* Grossh., *N. transcaucasica* Grossh. и *N. noraschenica* Grossh. (Пояркова, 1954). Название *N. racemosa* Lam. присутствует в синонимах (под вопросом) *N. reichenbachiana*. В примечаниях к этим видам А. И. Пояркова подчеркивает, что большинство из них с трудом могут быть отделены друг от друга при наличии переходных форм и отсутствии какой-либо значительной географической и экологической дифференциации. Согласно этому автору, *N. mussinii* отличается от *N. transcaucasica* и *N. reichenbachiana* серовато-бархатистым опушением листьев, состоящим из тонких, переплетающихся (а не более грубых, непереплетающихся) волосков, и менее крупными цветками. В свою очередь *N. reichenbachiana* отличается от *N. transcaucasica* главным образом расставленными (а не сближенными в верхней части соцветия) ложными мутовками. В результате изучения аутентиков *N. reichenbachiana* и сравнения их с *N. transcaucasica* мы пришли к выводу об их идентичности. Аналогичное заключение было сделано нами и в отношении *N. mussinii*, *N. transcaucasica* и *N. hajastana*, который едва может быть отличим от *N. transcaucasica* и является, вероятно, высокорослой формой последнего. Еще Н. И. Кузнецов (1899), наблюдая *N. mussinii* в условиях интродукции, отмечал, что этот вид очень полиморфен в отношении высоты, ветвления, опушения и формы листьев. Высокая степень его полиморфизма описывалась и в естественных условиях произрастания *N. mussinii* как на Кавказе (Пояркова, 1954; Меницкий, 1987), так на территориях Турции (Hedge, Lamond, 1980, 1982) и Ирана (Rechinger, 1982). В то же время во «Флоре Турции» *N. transcaucasica* приведен в качестве самостоятельного вида (Hedge, Lamond, 1982). Причина такого подхода объяснена этими авторами в статье, предшествовавшей их обработке рода *Nepeta* для «Флоры Турции» (Hedge, Lamond, 1980), а именно название *N. transcaucasica* использовано здесь как временное, с которым связаны растения *N. racemosa* с более или менее прямостоячими, более высокими стеблями и обычно почти сидячими листьями. Причем эти растения, с одной стороны, спорадически встречаются внутри ареала *N. racemosa*, а с другой — существует целый набор переходных форм от типичных *N. racemosa* к *N. transcaucasica*. С нашей точки зрения, более целесообразно отказаться от формального разделения этих видов и считать *N. transcaucasica* sensu Hedge et Lamond формой *N. racemosa* без определенного пока таксономического ранга. С основными же выводами этих авторов о том, что гетероморфность *N. racemosa* является, вероятно, следствием гибридизационных процессов с *N. grandiflora*, *N. betonicifolia* и *N. stenatha* Kotschy et Boiss. и что только комплексное изучение *N. racemosa* как в природе, так и в культуре с использованием материалов со всего ареала вида даст возможность описать более точную картину таксономических отношений его рас, нельзя не согласиться.

В восточной части ареала *N. racemosa* мы различаем 2 подвида (помимо типового), ключ для определения которых приведен далее.

1. Листья округло-яйцевидные, яйцевидно-сердцевидные, на верхушке закругленные . . . . 11b. *N. racemosa* subsp. *haussknechtii*
+ Листья продолговато-яйцевидные, на верхушке острые 2
2. Листья сверху зеленые, если сероватые, то снизу более густо белоопушенные, чашечка 8—12 мм дл. . . . . 11a. *N. racemosa* subsp. *racemosa*
+ Листья сверху и снизу серые, одинаково густо оттопыренно опушенные, чашечка 5—7 мм дл. . . . . 11c. *N. racemosa* subsp. *crassifolia*

a) *N. racemosa* — *N. mussinii* Spreng, 1806, in Henckel, Adumbr. Pl. Horti Hal.: 15; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 369; Меницк. 1987, Фл. Арм. 8 : 43. — *N. reichenbachiana* Fisch. et Mey. 1841, Index Sem. Hort. Bot. Petropol. 8 : 68; Поярк. 1954, цит. соч.: 371. — *N. transcaucasica* Grossh. 1944, Изв. Азерб. фил. АН СССР, 10 : 38; Поярк. 1954, цит. соч.: 374; Hedge and Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 277; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127. — *N. hajastana* Grossh. 1944, цит. соч.: 38; Поярк. 1954, цит. соч.: 373.

На щебнистых, каменистых и мелкоземистых склонах, скалах, 1000—3500 м над ур. м.

Распространение. Турция (Восточная Анатолия); СССР: Кавказ (Дагестан, Закавказье); Иран (зап.); Ирак (Курдистан).

b) ***N. racemosa*** **subsp.** ***haussknechtii*** **(Bornm.) A. Budantz. stat. nov.** — *N. haussknechtii* Bornm. 1899, Bull. Herb. Boiss. 7, 4 : 249; Rech. f. 1982, Fl. Iran.

150 : 184. — *N. noraschenica* Grossh. 1949, Докл. АН АзербССР, 5 : 71; Поярк. 1954, Фл. СССР, 20 : 378; Меницк. 1987, Фл. Арм. 8 : 45.

Лектотип: Ирак, «Assyria orientalis, Rawandiz: m. alpinus Sakri-Sakran, 2200 m s. m., 23 VI 1893, N 1686, J. Bornmüller» (G, isolectotypi W, LE!).

На каменистых склонах, галечниках, скалах, 1500—2700 м над ур. м.

Распространение. Ирак (Курдистан); СССР: Кавказ (Южное Закавказье); Иран (зап.).

c) ***N. racemosa*** **subsp.** ***crassifolia*** **(Boiss. et Buhse) A. Budantz. stat. nov.** — *N. crassifolia* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 12 : 175; Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 178.

Тип: Иран, «Östl. Albursgeb., bei Tschehodech, 16 Sept. 1848, Buhse» (G, isotypus LE!).

Распространение. Иран (Загрос, Эльбурс, Кухруд, Туркмено-Хорасанские горы).

Наиболее ксерофильная восточная раса *N. racemosa*, обитающая на сухих склонах с богатой инсоляцией.

12. *N. stenantha* Kotschy et Boiss. 1879, in Boiss. Fl. Orient. 4 : 661; Hedge and Lamond, 1982, Fl. Turk. 7 : 278; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 127, p. p.

Тип: Турция, «In rupestribus praeruptis vallis Teng, prov. Musch Armeniae Turcicae, 6000′, 9 IX 1859, N 510a, Kotschy» (G!, isotypus W, LE!).

На каменистых степных склонах, по берегам ручьев, в дубняках, 1830—3000 м над ур. м.

Распространение. Восточная Турция.

13. *N. longiflora* Vent. 1800, Descr. Pl. Nov.: 66. — ? *N. stenantha* auct. non Kotschy et Boiss.: Rech. f. 1982, Fl. Iran. 150 : 182.

Описан по культурным образцам из семян, собранных в горах Эльбурса.

Этот вид во «Flora Iranica» (Rechinger, 1982) не приводится, хотя он упоминается в сводках Bentham (1848), E. Boissier (1979) и в ряде других работ (Пояркова, 1954; Hedge, 1962; Hedge, Lamond, 1980). Среди видов, родственных *N. racemosa*, *N. longiflora* выделяется рыхлым, малоцветковым, железисто-опушенным соцветием, состоящим из полузонтиков, и зубчатогородчатыми листьями. Как показало сравнение типовых образцов армянского вида *N. stenantha* и экземпляра *N. longiflora*, хранящегося в БИН АН СССР, полученного из Парижа в 1804 г., по характеру соцветий эти виды оказались наиболее близкими. В связи с этим можно предположить, что экземпляры с Эльбурса, приведенные под названием *N. stenantha* во «Flora Iranica», относятся к *N. longiflora*, однако для окончательного решения этого вопроса необходим материал по *N. stenantha* sensu Rech. f., которого мы, к сожалению, не имели.

14. *N. sudanica* F. W. Andrews, 1933, Kew Bull. 3 : 445.

Тип: «Red Sea hills: Erkowit, 16 V 1907, N 1148, Brown» (K!).

Распространение. Африка: Судан (плато Эрковит).

По свидетельству автора этого вида, *N. sudanica* весьма обычен на плато Эрковит, однако его местообитания не описаны.

15. *N. deflersiana* Schweinf. ex Hedge, 1982, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 40, 1 : 65; Hedge, 1986, in Heller and Heyn, Consp. Fl. Orient. 3 : 124; Schweinf. 1912, Arab. Pflanzennam.: 168, nom. nud.

Тип: Йемен, «Jabal Shibam, Menacha, 2600—2800 m, N 311, Deflers» (P).

В альпийском поясе, 2000—3600 м над ур. м.

Распространение. Аравийский п-ов (горные районы западной части); Африка (Эфиопия).

Близок к *N. azurea*, но отличается менее крупными листьями, нижними на черешках, и узкотреугольными зубцами чашечки. Для Эфиопии приводится впервые по сборам W. Schimper (1858, N 1621, LE!).

16. *N. woodiana* Hedge, 1982, Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 40, 1 : 61; Hedge, 1986, in Heller and Heyn, Consp. Fl. Orient. 3 : 128.

Тип: Йемен, «Jabal Manar, Ibb region, fairly frequent at c. 2900 m, 22 VI 1979, N 2875, J. R. J. Wood» (E, isotypus BM, K).

На горных склонах, 2900 м над ур. м.

Распространение. Аравийский п-ов (юго-запад).

Положение этого вида в системе рода остается неясным. В протологе *N. woodiana* сравнивается с *N. deflersiana*, от которого отличается более крупными чашечкой и белым венчиком, многоцветковыми ложными мутовками и одноцветными листьями. Однако в примечании к этому виду Hedge (1982) отмечает, что такой набор признаков в совокупности с железистым опушением всего растения, почти сидячими листьями и вогнутой центральной лопастью нижней губы венчика подчеркивает обособленность *N. woodiana* и отсутствие близкого родства этого вида с немногочисленными известными из Аравии видами *Nepeta*.

17. *N. curviflora* Boiss. 1844, Diagn. Pl. Or., ser. 1, 5 : 22; Zohary, 1978, Fl. Palaest. 3 : 115; Heller and Heyn, 1986, Consp. Fl. Orient. 3 : 124; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 300.

Описан из Палестины: «in monte Carmelo Labillardiere, Barker, Webb» (G).

На сухих склонах, в редколесье, вдоль дорог, в предгорьях.

Распространение. Ближний Восток (от Сирии до Иордании).

18. *N. azurea* R. Br. ex Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 479; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 299.

Тип: Эфиопия «In latere boreali montes Aber prope Dschenausa, 1 I 1840, N 835, Schimper (K, isotypus LE!).

На сухих каменистых склонах.

Распространение. Африка (Сомали, Эфиопия).

Bentham (1848) под этим названием приводит и экземпляр Botta («in Arabia Felici»), который, по мнению Hedge (1982), относится к *N. deflersiana*.

19. *N. biloba* Hochst. ex Benth. 1848, in DC., Prodr. 12 : 375.

Лектотип: «In Abyssiniae monte Bachit, prope Demerki, Schimper, 16 VIII 1838, N 748» (TUB!, isolectotypi LE!, K).

Распространение. Африка (Эфиопия).

Сведений о характере местообитаний нет.

20. *N. atlantica* 1875, Journ. Bot. (London) 13 : 175; Jahandiez et Maire, 1934, Cat. Plant. Maroc. 3 : 632; Maire, 1940, Bull. Hist. Nat. Afr. Nord. 31, 1 : 35.

Тип: Марокко, «in convalle Amsmiz, 1200—1400 m» (E?).

На каменистых и мелкоземистых склонах, осыпях, по высохшим речным руслам, галечникам, в группировках с участием *Quercus ilex* и *Juniperus thurifera*, 1000—2800 м над ур. м.

Распространение. Африка: Марокко (Высокий Атлас).

Описанная из гор Атласа («rochers basaltiques vers les sources du Guidon, 1950—2000 m, R. De Litardiere et R. Maire») *N. atlantica* Ball. var. *mesatlantica* Maire, 1940, l. c.: 35 от типичной разновидности отличается более густым и менее железистым опушением чашечки.

21. *N. barbara* Maire, 1940, Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. 31, 1 : 35; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 299.

Синтипы: Марокко, «Akka-n-Ouyad, Emberger et Maire; ibid, Maire et Weiller, N 756; Tizi-n-Issoual, L. Faurel; Agoudal, Tizi-n-Tighoughizin, Maire et Weiller, N 626» (AL?).

В разреженных лесах, на скалах, известняковых склонах, 1800—2600 м над ур. м.

Распространение. Марокко: Высокий Атлас (вост.).

Принадлежит к группе вида *N. atlantica*, от которого отличается более густым и длинным опушением стеблей и листьев, более крупными прицветниками и заостренными зубцами чашечки. В целом оба вида близки к комплексу *N. nepetella*, от которого отличаются городчатыми листьями.

22. *N. nepetella* L. 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 1096; Benth. 1834, Lab. Gen. Sp.: 477, p. p.; Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 160, p. p.; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 302.

Описан из Европы: 726/9 Linn.

В трактовке видов группы родства *N. nepetella* мы придерживаемся точки зрения J. Ubera и B. Valdés (1983), но с некоторыми изменениями.

1. Трубка чашечки 5—6 мм дл., зубцы по краю мембрановидные, листья треугольно-ланцетные . . . . 22a. *N. nepetella* subsp. *nepetella*
+ Трубка чашечки 3—4 мм дл., зубцы по краю без мембранной оторочки, листья ланцетные . . . . 22b. *N. nepetella* subsp. *aragonensis*

a) *N. nepetella* subsp. *nepetella* — Ubera et Valdés, 1983, Lagascalia, 12, 1 : 24. — *N. lanceolata* Lam. 1778, Fl. Fr. 2 : 399. — *N. paniculata* Mill. 1786, Gard. Dict., ed. 8: n° 91. — *N. graveolens* Vill. 1768, Hist. Pl. Dauph. 2 : 366.

На каменистых и мелкоземистых склонах, 1600—2200 м над ур. м.

Распространение. Юго-западная Европа от Пиренейского п-ова до юга Италии, Балеарские о-ва.

b) *N. nepetella* subsp. *aragonensis* (Lam.) Ubera et Valdés, 1983, Lagascalia, 12, 1 : 28. — *N. aragonensis* Lam. 1785, Encycl. Méth. Bot. 1 : 711. — *N. nepetella* L. var. *cordifolia* Willk. 1857, Bot. Zeit. 15 : 216. — *N. nepetella* L. subsp. *cordifolia* (Willk.) Ubera et Valdés, 1983, l. c.: 25.

Описан из Испании «Aragon, N 59» (P).

На сухих каменистых и мелкоземистых склонах, выходах известняков, лугах, в оврагах, 1100—1500 м над ур. м.

Распространение. Европа: Испания (запад, центр).

Диагностических признаков *N. nepetella* subsp. *cordifolia* (нижние листья ланцетные, а не продолговато-ланцетные, средние чаще городчатые до основания, а не цельнокрайние в основании), по нашему мнению, недостаточно для выделения подвида при довольно широком диапазоне изменчивости листьев у *N. nepetella* в целом.

23. *N. amethystina* Poiret, 1811, in Lam. Encycl. Méth. Bot. suppl. 2 : 206; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 302. — *N. nepetella* auct. non L.: Jahandiez et Maire, 1934, Cat. Pl. Maroc. 3 : 632; Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 160, p. p.

Описан по экземплярам, выращенным в Ботаническом саду Парижа.

1. Стебли опушены только простыми прижатыми или оттопыренными волосками 2
+ Стебли опушены простыми оттопыренными и мелкими железистыми волосками . . . . 23c. *N. amethystina* subsp. *microglandulosa*
2. Листья ланцетные, снизу, так же как и чашечка, коротко опушенные, сероватые или зеленоватые . . . . . . 23a. *N. amethystina* subsp. *amethystina*
+ Листья яйцевидные, снизу, так же как и чашечка, шерстистые . . . . 23b. *N. amethystina* subsp. *mallophora*

a) *N. amethystina* subsp. *amethystina* — Ubera et Valdés, 1983, Lagascalia, 12, 1 : 32. — *N. amethystina* Poiret subsp. *laciniata* (Willk.) Ubera et Valdés, 1983, l. c.: 40. — *N. boissieri* var. *laciniata* Willk. 1857, Bot. Zeit. 15 : 219. — *N. civitiana* Pau, 1921, Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 21 : 152.

На сухих мелкоземистых и каменистых склонах, опушках, от предгорий до 2500 м над ур. м.

Распространение. Европа (Португалия, Испания); Африка (Тунис, Алжир, Марокко).

N. amethystina subsp. *laciniata* отличается от типового подвида заостренными, продолговатыми, снизу зелеными листьями и по этим признакам связан многочисленными переходными формами с subsp. *amethystina.*

b) *N. amethystina* subsp. *mallophora* (Webb et Heldr.) Ubera et Valdés, 1983, Lagascalia, 12, 1 : 35. — *N. mallophora,* Webb et Heldr. 1850, Cat. Pl. Hisp., App.: 313.

Тип: «Cerrico de las Mentiras, 1849, N 313, Blanco» (P).

На сухих каменистых местах, 900—1500 м над ур. м.

Распространение. Европа (Испания).

Внутри этого подвида различаются var. *antiarica* Ladero et Rivas Goday с рыхлым соцветием и длинными (до 10 мм дл.) цветоносами у нижних ложных мутовок, var. *mallophora* и var. *bourgaei* (Briq.) Ubera et Valdés, которые различаются размерами чашечки и венчика.

c) *N. amethystina* subsp. *mieroglandulosa* J. Molero, 1985, Collect. Bot. Barcinon, 16, 1 : 155; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 302.

Тип: Испания «Murcia, Fortuna, versus montes Sierra de la Pila dictos, locis calcareis nitratibus intinctis, ad 500 m, 3 VI 1981, C. Blanche, J. Molero» (BC).

На каменистых склонах, 500—1000 м над ур. м.

Распространение. Европа (Испания).

Этот подвид в целом близок к предыдущему, но отличается от него помимо железистоопушенных стеблей треугольно-ланцетными листьями, что сближает его с узколистными формами типового подвида.

24. *N. boissieri* Willk. 1857, Bot. Zeit. 15 : 219; Ubera et Valdés, 1983, Lagascalia, 12, 1 : 42; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 302. — *N. nepetella* auct. non L.: Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 160.

Лектотип: «In glareosis regionis montanae et alpinae: in Sierra Nevada en la Dehesa de San Jeŕonimo, ad 5500—6000 ft., 28 VII 1844, Willkom» (COI).

На мелкоземистых сланцевых склонах, 1200—1700 м над ур. м.

Распространение. Европа: Испания (Сьерра-Невада).

25. *N. agrestis* Loisel, 1827, Mém. Soc. Linn. Paris., 6 : 417; Turner, 1972, Fl. Europ. 3 : 160; Hedge, 1986, Med-Checklist, 3 : 299.

Описан из Корсики: «en Corse, M. Poiret» (P?).

На сухих склонах, по берегам ручьев.

Распространение. Европа: Франция (Корсика).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буданцев А. Л. Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Spicatae* // Бот. журн. 1990a. Т. 75. № 7. С. 1004—1013. — *Буданцев А. Л.* Систематика рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Виды секции *Schizocalyx* Pojark. // Нов. сист. высш. раст. 1990б. Т. 27. С. 121—125. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Capituliferae* и *Denudatae* // Бот. журн. 1991a. Т. 76. № 9. С. 1317—1322. — *Буданцев А. Л.* Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секции *Macrostegiae* и *Setanepeta* // Бот. журн. 1991б. Т. 76. № 11. С. 1600—1607. — *Кузнецов Н. И.* Delectus plantarum exsiccatarum // Уч. зап. Имп. Юрьевского ун-та. 1899. Т. 7. № 2. С. 1—60. — *Меницкий Ю. Л.* *Lamiaceae* // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. Т. 8. С. 7—163. — *Пояркова А. И.* Род Котовник — *Nepeta* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 286—437. — *Bentham G.* Labiatarum genera et species. London, 1834. 783+LXVIII p. — *Bentham G.* *Nepeta* L./Ed. by A. De Candolle // Prodromus systematis nuturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1848. Vol. 12. P. 370—396. — *Boissier E.* Flora Orientalis. Vol. IV. Genevae; Basilieae, 1879. 1276 p. — *Hedge I. C.* *Nepeta fissa* and the species allied to it // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1962. Vol. 24. N 1. P. 51—71. — *Hedge I. C.* Studies in the flora of Arabia. II. Some new and interesting species of *Labiatae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1982. Vol. 40. N 1. P. 63—73. — *Hedge I. C., Lamond J. M. Nepeta* L. Materials for a flora of Turkey. XXXVII: *Labiatae, Plumbaginaceae, Plantaginaceae* /Ed. by P. H. Davis // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1980. Vol. 38. N 1. P. 41—46. — *Hedge I. C., Lamond J. M. Nepeta* L. // Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1982. Vol. 7. P. 264—289. — *Rechinger K. H. Nepeta* L. // Flora Iranica. Graz. 1982. N 150. P. 108—216. — *Ubera J. L., Valdés B.* Revision del genero *Nepeta* (*Labiatae*) en la Peninsula Iberica e Islas Baleares // Lagascalia. 1983. Vol. 12. N 1. P. 3—81.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 12 VI 1991

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.998.2
© 1992

Л. И. Крупкина

BOMBYCILAENA DISCOLOR (*ASTERACEAE*) — НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИД

L. I. KRUPKINA. *BOMBYCILAENA DISCOLOR* (*ASTERACEAE*), A NEW SPECIES FOR THE FLORA OF THE USSR

Среди материалов из Крыма в гербариях Ботанического института АН СССР (LE) и Московского государственного университета (MW) обнаружен новый для флоры СССР средиземноморский вид *Bombycilaena discolor*.

При обработке материалов по роду *Bombycilaena* (DC.) Smoljian. в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), а также в Гербарии биолого-почвенного факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW) обнаружены образцы ранее не приводившегося для флоры СССР средиземноморского вида *B. discolor* (Pers.) Lainz.

Bombycilaena discolor (Pers.) Lainz, 1973, Bol. Inst. Estud. Astur. (Supl. Cienc.), 16 : 194. — *Micropus discolor* Pers. 1807, Syn. Pl. 2 : 423. — *M. bombycinus* Lag. 1816, Gen. Sp. Pl. Nov.: 32. — *M. erectus* L. subsp. *bombycinus* (Lag.) Rouy, 1903. Fl. Fr. 8 : 170. — *Bombycilaena bombycina* (Lag.) Soják, 1962, Novit. Bot. Prag. 1962 : 50. — Бомбицилена разноцветная.

Тип: Испания («in collibus aridis circa Matritum alibique in Hispania»).

Шерстисто-войлочный однолетник с ветвящимся почти от основания стеблем 5—20 см выс., с очередными, сидячими, цельными и цельнокрайными, продолговато-ланцетными, плоскими листьями. Корзинки гетерогамные, 3—4 мм в диам., немногоцветковые, собраны по 2—3 в почти шаровидные клубочки 10—16 мм в диам., расположенные на верхушках ветвей, в развилинах стебля и в пазухах верхних листьев. Листочки обертки расположены 2 (3) рядами, наружные в числе 4—5, до 1.5 мм дл., перепончатые, у основания травянистые, продолговато-ланцетные, снаружи рыхло и довольно длинно волосистые; внутренние в числе 4—5, 3—4 мм дл., шлемовидные, латерально сжатые, с косым клювиком, при плодах снаружи с густым рыхлым коричневатым шерстистым опушением, окутывающие женские цветки и опадающие вместе с семянками. Цветоложе почти цилиндрическое, голое. Все цветки трубчатые, белые или слегка красноватые; краевые пестичные, плодущие, с нитевидным двузубчатым венчиком, прикрепленным к завязи сбоку; внутренние обоеполые, но функционально тычиночные, с пятизубчатым широкотрубчатым венчиком и пыльниками, снабженными в основании нитевидными придатками. Семянки обратнояйцевидные, сплюснутые, 1.3—1.5 мм дл. и 1 мм шир., голые и гладкие, зеленоватые, без хохолка.

Произрастает, так же как и распространенный в Крыму и на Кавказе вид *B. erecta* (L.) Smoljian., на сухих открытых песчаных и каменистых местах.

«Крым. Балаклава. 20 VI 1893. О. А. и Б. А. Федченко».

Общее распространение данного вида: Южная Европа, Северная Африка и Юго-Западная Азия.

Нахождение еще одного средиземноморского вида в окр. Балаклавы не может считаться неожиданным. Юго-Западный Крым все еще слабо изучен ботаниками, и именно здесь были найдены впервые для СССР П. А. Смирновым (1965, 1974) такие средиземноморские виды, как *Hordeum secalinum* Schreb. (= *H. nodosum* auct.) и *Gaudinia fragilis* (L.) Beauv.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ 2 ВИДОВ РОДА *BOMBYCILAENA*, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СССР

1. Клубочки корзинок 8—10 мм в диам., б. м. прижато серовато- или беловато-шерстистые; внутренние листочки обертки в числе 5—8, при плодах 2—3 мм дл. Листья 1.4—2.5 мм шир., б. м. волнистые по краю . . *B. erecta.*

+ Клубочки корзинок 10—16 мм в диам., рыхло коричневато-шерстистые; внутренние листочки обертки в числе 4—5, при плодах 3—4 мм дл. Листья 2—5 мм шир., плоские . . . . *B. discolor.*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Смирнов П. А. Критические заметки о крымских растениях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70. Вып. 3. С. 95—101. — *Смирнов П. А. Gaudinia fragilis* (L.) Beauv. в Крыму // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 158—159. — *Смольянинова Л. А.* К систематике рода *Micropus* L. // Бот. материалы (Ленинград). 1955. Т. 17. С. 447—454. — *Holub J. Bombycilaena* (DC.) Smoljian. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. Press, 1976. Vol. 4. P. 125. — *Wagenitz G. Bombycilaena* (DC.) Smoljian. // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Craz (Austria), 1980. Lfg. 145. *Compositae* 4 — *Inuleae.* S. 10—12.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Санкт-Петербург

Получено 11 VII 1991

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 : 58 (47 + 57)

© 1992

ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВНА СИНСКАЯ

(к 100-летию со дня рождения)

M. G. AGAYEV, A. A. FILATENKO. EVGENIYA NIKOLAYEVNA SINSKAYA (TO THE CENTENARY FROM BIRTH)

Сведения о жизни и деятельности Е. Н. Синской и библиография ее работ опубликованы А. И. Сметанниковой (1972) в «Ботаническом журнале» 20 лет назад. Данное сообщение основано главным образом на оценках Н. И. Вавилова и неизданных источниках — автобиографии Е. Н. Синской и воспоминаниях о ней Г. С. Воскресенской [1] и других ее учеников, которые добавляют новые штрихи к портрету известного ученого и расширяют наши представления об истории отечественной ботанической науки.

Доктор биологических и сельскохозяйственных наук (обе ученые степени присуждены ей в 1934 г. без защиты диссертации), профессор Е. Н. Синская [(12) 24 XI 1889, Великие Луки,—4 III 1965, Ленинград; похоронена на Северном кладбище] — автор свыше 150 оригинальных научных исследований (около 300 печатных листов). Евгения Николаевна Синская была не только единомышленником Николая Ивановича Вавилова, самозабвенно помогавшим ему в реализации обширных научно-организационных программ, но и выдающимся последователем, сыгравшим большую роль в творческом развитии его идей и концепций. Она — самостоятельный и незаурядный полевой исследователь, экспериментатор и теоретик, по праву принадлежащий к плеяде талантливых ботаников и растениеводов нашей страны, создавших свои научные школы.

Ученица В. Р. Вильямса, А. Г. Дояренко, И. Н. Каблукова, Д. Н. Прянишникова, А. Ф. Фортунатова Евгения Николаевна закончила Московский сельскохозяйственный институт (МСХИ, бывшая Петровско-Разумовская, а ныне — Сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева) осенью 1917 г. (отделение луговодства и луговедения), получив в следующем году диплом ученого агронома I разряда.

Е. Н. хорошо знала Н. И. Вавилова еще по «Петровке» (МСХИ), где была непременной участницей научных семинаров («четвергов»), на которых он часто выступал с интересными докладами. Встречались они также и в приемные дни у своего любимого учителя А. Ф. Фортунатова.[2] С 1920 г. она работает на

---

[1] Воскресенская Галина Сергеевна (р. 1913) — аспирант Е. Н. Синской, селекционер, автор многих сортов горчицы, рыжика, периллы. Заведовала лабораторией крестоцветных культур во ВНИИ масличных и эфиромасличных культур. Рукописные материалы Г. С. Воскресенской в обработке В. А. Борковской, касающиеся жизни и деятельности Е. Н. Синской, хранятся у А. А. Филатенко.

Борковская Валентина Александровна (1911—1990) — эколог, систематик, аспирант Е. Н. Синской, работала под ее руководством в отделе экологии и географии ВИРа.

[2] Фортунатов Алексей Федорович (1856—1925) — ученый-статистик, профессор Петровской с.-х. академии и других вузов Москвы, один из инициаторов движения за охрану природы в России.

кафедре частного земледелия и селекции агрономического факультета Саратовского университета и одновременно в Саратовском отделении Бюро по прикладной ботанике, которые возглавлял Н. И. Вавилов. В 1921 г. по приглашению Вавилова она переходит в Бюро по прикладной ботанике и селекции Сельскохозяйственного ученого комитета в Петрограде [будущий Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур, в дальнейшем — Всесоюзный институт растениеводства (ВИР)].

Е. Н. Синская помогала Вавилову в создании института, по его поручению занималась организацией секций и отделов, разработкой планов научно-исследовательской работы и методики экспериментов, налаживанием новых направлений в работе, подбором и подготовкой научных кадров. Е. Н. проработала в ВИРе более 40 лет, около половины из них — непосредственно с Н. И. Вавиловым.

В автобиографии [3] Евгения Николаевна отмечает, что она занималась разработкой вопросов систематики, экологии, географии, физиологии, генетики, методики селекции и агротехники культурных растений. Этот внушительный перечень необходимо дополнить еще как минимум тремя областями знаний — геоботаникой, эволюцией растений (не только культурных, но и дикорастущих) и историей всемирного земледелия. В их развитие она также внесла существенный вклад.

Необычайную широту научных интересов Евгении Николаевны нельзя объяснить только ее многогранным талантом и самоотверженным трудом. Огромное значение в их становлении и в проведении ею комплексных и многоплановых исследований имело мощное и благотворное влияние Н. И. Вавилова, неизменно проявлявшего к научным изысканиям Е. Н. живейший интерес и стимулировавшего их развитие. Даже находясь в зарубежных экспедициях и командировках, Н. И. Вавилов своими советами в письмах постоянно поддерживал Евгению

---

[3] Архив ВИРа, личное дело Е. Н. Синской, машинопись, лист 44.

Николаевну. Он справедливо считал, что даже крупные и одержимые ученые для плодотворной творческой деятельности нуждаются не столько в хорошей материальной базе для исследований, сколько в положительных «импульсах» (внимании и заинтересованности руководителя, признании заслуг коллегами, оценке труда общественностью и т. д.). Так, Н. И. Вавилов еще в 1921 г. через несколько месяцев после переезда Синской в Петроград в открытках, отправленных ей из Сан-Франциско и Берлина, уже интересуется ее работой по анализу изменчивости крестоцветных, обращает внимание на крайнюю необходимость синтеза данных о культивируемых таксонах семейства крестоцветных и сообщает, что везет ей семенной материал и много литературы.

Для нас имеет большое значение оценка научных результатов Синской всемирно известным ученым. Н. И. Вавилов писал в конце 30-х годов: «В результате блестящих работ д-ра Е. Н. Синской в этом Институте (ВИР) недавно было сделано открытие, что родина люцерны, наиболее важной мировой кормовой культуры, находится в Закавказье и Иране. В этих же районах д-р Е. Н. Синская обнаружила, что до сих пор эти растения находятся в процессе видообразования. В горах Закавказья можно было проследить эволюцию видов голубой и желтой люцерны из первичного хаоса форм» (Вавилов, 1966 : 579).

Объемную характеристику Синской как ученого содержит «Отзыв о докторе сельскохозяйственных и биологических наук Евгении Николаевне Синской», написанный Н. И. Вавиловым в 1940 г. в связи с выдвижением ее кандидатуры для избрания в члены-корреспонденты АН СССР: «...вся ее работа отличается оригинальностью, смелой постановкой и исключительным знанием предмета, мировой литературы». И далее: «Во всех работах Е. Н. Синская проявляет большой интерес к вопросам эволюции». Для исследований Е. Н. Синской характерен комплексный подход, основанный на одновременном использовании целого ряда методов систематики, географии, экологии, физиологии и генетики. По мнению Н. И. Вавилова, Евгения Николаевна обладала «широкой эрудицией» и потому в своих исследованиях охватывала широкий круг культур — кормовых, технических, овощных, полевых, плодовых и др. Он подчеркивает, что в книге «Теоретические основы селекции» Евгения Николаевна развивает «своеобразный подход к изучению видов как систем в их экологической дифференциации». Синская являлась «инициатором внедрения экологического метода в селекцию».

Вавилов отмечает большой вклад Евгении Николаевны, которая была «превосходным организатором научно-исследовательской работы» и создала «целую школу исследователей», в воспитание научной смены: «Под ее непосредственным руководством сделано большое число работ по кормовым, масличным и овощным культурам — работы З. Н. Жеребиной, М. С. Щенковой, М. А. Шебалиной, В. В. Суворова, П. А. Лубенца, А. И. Купцова и др.». Действительно, в течение своей жизни Е. Н. подготовила около 100 научных работников, многие из которых защитили докторские диссертации, получили звание профессора и сыграли большую роль в развитии не только сельскохозяйственной, но и биологической науки.

Свой отзыв Н. И. Вавилов заканчивает словами: «Мы считаем Е. Н. Синскую одним из наиболее талантливых, выдающихся растениеводов Советского Союза и поэтому позволяем себе выдвинуть ее кандидатуру в качестве члена-корреспондента Академии наук СССР» (Вавилов, 1979 : 7).

По свидетельству В. С. Лехновича,[4] Вавилов, высоко ценя способности Синской, в частных беседах любил говорить, что ни за что не променяет ее даже на целый десяток ученых мужей, и добавлял: «Евгения Николаевна — богом меченая». Когда сотрудники Н. И. Вавилова жаловались ему, что не могут понять научные концепции Е. Н. Синской, он успокаивал их: «Синская — это такая умница, что и я далеко не всегда понимаю ее, я даже подчас боюсь мощи ее ума». Затем советовал серьезнее изучать глубокие научные идеи Е. Н. Синской.

---

[4] Лехнович Вадим Степанович (1902—1989) — растениевод, специалист ВИРа с 1927 г., работал в области систематики культурных видов картофеля.

Труды Е. Н. характеризуются богатством фактической информации и широтой теоретических обобщений. Они стимулировали проведение многих исследований в различных областях биологической и сельскохозяйственной наук как в СССР, так и за рубежом.

Главным направлением в научной деятельности Е. Н. Синской было исследование систематики культурных растений и их дикорастущих родичей. Она подчеркивала: «...систематика в работах ВИРа — не самоцель, а средство для освоения природных растительных богатств» (цит. по: Сметанникова, 1972). В 1928 г. выходит в свет ее крупная монография «Масличные и корнеплоды семейства *Cruciferae*», в которой впервые были описаны их азиатские формы. Экспериментальные данные позволили Евгении Николаевне глубоко разработать систематику этих культур, ставшую на долгие годы основой таксономических исследований для других ученых. Да и сама она по мере накопления новых данных вносила изменения в разработанную ею классификацию.

Предметом пристального внимания Евгении Николаевны были и многие бобовые растения, в особенности крупный род *Medicago* L., к которому принадлежит такая ценная кормовая культура, как люцерна посевная. Первый послевоенный 13-й том «Культурной флоры СССР» — «Многолетние бобовые травы» (М.; Л., 1950), вышедший под редакцией Е. Н. Синской, написан по другой программе, чем все довоенные. Помимо материалов по основной задаче — инвентаризации таксонов культурной флоры — здесь приводятся обширные сведения по их биологии развития, физиологии, филогении. Главы по систематике люцерны и пажитника принадлежат перу Е. Н. Синской. Ею описаны новые виды этих растений и пересмотрено таксономическое положение многих известных ранее.

На протяжении 20 лет (1945—1965) Евгения Николаевна руководила по существу всеми фитотаксономическими разработками сотрудников ВИРа. В последние годы жизни она обобщила итоги этих исследований, проведенных вировцами, в интересной работе «Исторический обзор работ ВИРа по систематике», опубликованной посмертно (1968).

Большинство работ Евгении Николаевны теснейшим образом связано с основными концепциями Н. И. Вавилова. Вместе с тем ее научные изыскания носят новаторский характер. При планировании научных работ Е. Н. всегда исходила, как рассказывают ее ученики, из того, что научное исследование должно начинаться там, где кончаются наши знания. Иначе говоря, научная деятельность Евгении Николаевны всегда проходила на переднем крае науки. Вот почему так велик ее вклад в развитие не только отечественного, но и мирового естествознания.

В 20-х годах Н. И. Вавилов и Е. Н. Синская проводили обширные комплексные исследования по дифференциальной систематике растений. Результаты этих исследований послужили основой для разработки ими в 30-х годах синтетической концепции линнеевского вида. Основные положения этой концепции были обоснованы и опубликованы одновременно Н. И. Вавиловым в работе «Линнеевский вид как система» (1931) и Е. Н. Синской в работе «К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом» (1931). Сердцевиной этой концепции служит принцип системности, следовательно, любой объект рассматривается как внутренне дифференцированное образование, состоящее из определенного набора компонентов. Вместе с тем их концепции вида не тождественны, ибо у Н. И. Вавилова она носит преимущественно генетико-географический характер, а у Е. Н. Синской — эволюционно-экологический. Оба представления не исключают, а дополняют друг друга, поэтому их можно рассматривать как два варианта одной и той же синтетической концепции вида.

Е. Н. Синская до конца жизни настойчиво развивала синтетический подход к виду. Крупной вехой в развитии этого подхода является монография «Динамика вида» (1948), в которой содержится большой фактический и теоретический материал об экологической структуре растительных видов. Значительный интерес представляет и посмертно опубликованная незаконченная работа «Вид и его структурные части на различных уровнях органического мира» (1979), где особенно ценны характеристики различных структурных типов видов.

Новаторский характер носят работы Евгении Николаевны об экотипах у растений. Термин «экотип», предложенный G. Turesson (1922), в практику отечественных исследований впервые введен в работах Е. Н. Синской применительно к видам из сем. *Cruciferae* (Синская, 1928) и рода *Vaccinium* (Синская, Щенкова, 1928). Ею обосновано представление об экотипе как системе, обладающей генетически детерминированной морфофизиологической конституцией, разработана классификация экотипов, изучены закономерности их формирования и эволюции. Особого внимания заслуживает то, что она сумела на конкретном примере люцерны убедительно показать возможность образования из экотипов новых видов. Это дало ей право рассматривать экотипы в качестве «зародышей новых видов».

Е. Н. Синская — автор классических работ по экологической структуре фитопопуляций. Главный итог ее популяционно-экологических исследований — создание концепции структуры фитопопуляций, согласно которой в большинстве случаев в их составе существуют более или менее сформированные приспособительные группы — экоэлементы, различающиеся по комплексу экологически значимых и скоррелированных признаков. Благодаря экоэлементной структуре резко возрастает надежность существования популяций в постоянно меняющихся условиях среды. Вместе с тем экоэлементы могут вычленяться из состава популяций и выходить на самостоятельную эволюционную арену, в результате чего из этих «первичных формообразовательных узлов» могут формироваться новые виды. Вот почему дальнейшее исследование экоэлементарной структуры популяций представляет огромный научный интерес.

Большое внимание Е. Н. уделяет проблеме видообразования в растительном мире. Ею на основе многолетних полевых и стационарных исследований собран огромный фактический материал по этой проблеме, обобщенный в двух монографиях — «Видообразование у люцерны и других растений» (1935), «Динамика вида» (1948), которые являются настольными книгами каждого ботаника-эволюциониста. В книгах на примере цветковых растений выявлен ряд общих закономерностей видообразовательных процессов и показано их многообразие по путям осуществления, темпам протекания и т. д.

Среди изученных Е. Н. путей видообразования особый интерес представляет своеобразный «интегративный» путь, впервые ею установленный. Он заключается в постоянном формировании единого типа организации нового вида посредством ступенчатой интеграции множества разнородных дисперсных мутаций, рассеянных в генотипах особей различных популяций родоначального вида. В частности, по мнению Синской, на такой интегративной основе из дисперсных ксероморфных элементов в целом мезоморфного пырея сизого *Agropyrum intermedium* Beauv. возник пырей волосистый *A. trichophorum* Richt., характеризующийся ксероморфной организацией.

Крупным теоретическим достижением Е. Н. Синской является открытие и последующее изучение «закона спиральных рядов», позволяющего объяснить последовательный ход эволюционного движения при формировании новых групп растений различных таксономических рангов от наиболее элементарных до надвидовых включительно. Этот закон Е. Н. Синской конкретизирует философский закон спиральности развития по отношению к филогенезу и носит общебиологический характер (Агаев, 1978 : 231), способствует прогрессу наших знаний о некоторых общих закономерностях эволюционного процесса.

Закон Синской кратко можно сформулировать следующим образом: ход последовательных изменений состава популяций при формировании экоэлементов, экотипов, подвидов, видов и надвидовых таксонов выражается системой спирально заходящих рядов, в которых одни варианты признаков, их комплексов и целые конституции элиминируются, а другие — постепенно преобразуются в соответствии с изменениями условий существования таким образом, что аналогичные варианты в разных рядах изменчивости уже не являются вполне тождественными и отображают последовательные стадии работы отбора, равно как и ступени эволюционного движения (Синская, 1948 : 497). По мнению автора, «вопрос о проявлении в филогенезе высших растений закона эволюции по спирали находится в самой начальной фазе разработки и лишь постепенно, трудами многих исследователей возможно будет осветить с этой точки зрения все конкретное богатство путей эволюции в крупных и в мелких ее разветвлениях, и в ряде слепых ее ветвей, и в тех ответвлениях, которые имеют долгий путь развития» (Синская, 1948 : 502).

Среди капитальных трудов Е. Н. Синской особое место по широте и разнородности охваченного материала (по археологии, ботанике и растениеводству) занимает посмертно опубликованная монография «Историческая география культурной флоры. (На заре земледелия)» (1969). В 1965 г. в рецензии на рукопись монографии А. И. Купцов справедливо подчеркивал: «Ни в одной другой стране мира подобная работа до сего времени не появилась и нельзя ожидать, что вскоре может появиться».[5] Эта монография посвящена развитию эволюционно-фитогеографических идей Н. И. Вавилова, которые составляют сердцевину его научного наследия, теоретическую основу деятельности коллектива ВИРа по мобилизации мировых генетических ресурсов культурных растений.

Е. Н. Синская считала, что имеются направления, в которых идеи Н. И. Вавилова нужно развивать, дорабатывая то, что он сделать не успел. Одновременно она предостерегала от опасности возведения в догму отдельных его положений: «Будем стараться мыслить так, как мыслил бы Н. И. Вавилов сегодня» (Синская, 1966 : 31).

Своим долгом Е. Н. считала уточнение границ центров происхождения культурных растений, выявление исторических связей между ними и сравнение агрофлор. Важность этого обусловливалась тем, что в послевоенные годы за рубежом появились публикации, где отрицалось существование самих географических центров происхождения культурных растений. Кроме того, возникла неправомерная тенденция к дроблению центров происхождения культигенов.

Основные итоги исследований Евгении Николаевны по исторической географии культурной флоры следующие.

1. Подтверждено существование мировых геоцентров происхождения культурных растений. Эти геоцентры являются регионами возникновения древнейших земледельческих цивилизаций.

2. Показано, что центры, указанные Вавиловым, представляют собой не какие-либо локальные регионы (как нередко и неверно считается), а достаточно обширные территории, т. е. более или менее крупные области первичного исторического развития культурной флоры, внутренне дифференцированные на относительно близкие агрофлористические подобласти.

3. Разработан новый подход к анализу культурных флор центров происхождения на основе многомерной оценки эндемизма в зависимости от того, к какой из категорий родов или видов относятся таксоны: а) к родам, имеющим родину в данной области; б) к родам, имеющим в данной области один из первичных очагов или крупный вторичный очаг развития; в) к видам, строго эндемичным для области; г) к эндемичным видам, имеющим корни своего возникновения в других областях; д) к видам, имеющим в данной области один из первичных очагов или интенсивный вторичный очаг развития.

---

[5] Копия хранится у А. А. Филатенко.

4. Дополнены и конкретизированы хронологические и флористические характеристики основных геоцентров, выявлены связи между ними, проанализированы пути распространения и эволюции огромного числа культигенных видов.

5. Значительно пополнен реестр возделываемых растений и их родичей, а также других полезных дикорастущих растений, перспективных для введения в культуру и используемых населением той или иной страны. Это имеет большое значение в деле организации поиска исходного материала для селекции и интродукции.

6. В географию культурных растений введено новое перспективное понятие областей влияния., К ним относятся не вошедшие в регионы основных центров происхождения, но испытавшие на себе сильное влияние их агрофлор территории, а именно Северная Америка, Средняя и Северная Европа, Русская равнина, Сибирь, советский Дальний Восток и Австралия.

Таким образом, Е. Н. Синская внесла большой вклад в развитие идей Н. И. Вавилова о центрах происхождения культурных растений.

В книге «Воспоминания о Н. И. Вавилове» (1991) Е. Н. Синская сумела со свойственными ей объективностью, масштабностью и глубиной проникновения в материал нарисовать творческий портрет гениального ученого, первоклассного организатора науки, ярко отразить его научный подвиг.

Е. Н. Синская была не только выдающимся ученым, но и Человеком с большой буквы. Достойны подражания ее преданность науке и беспредельная увлеченность работой, высокая требовательность к себе и коллегам, широкая научная эрудиция и восприимчивость к новому, жизнерадостность и бескорыстность. Скромная и доброжелательная, она всегда была готова помочь советом, поделиться знаниями. Особенно внимательна была к научной молодежи — аспирантам и начинающим исследователям. Свойственное ей удивительное обаяние отмечают все, кому посчастливилось встречаться с ней на протяжении ее долгой и плодотворной жизни.

Характерной чертой Е. Н. Синской была неустрашимость. Отстаивая принципиальные позиции, она смело бросалась в самый водоворот научной и общественной жизни, не отступая ни перед чем.

Волевому началу в жизни человека Евгения Николаевна придавала решающее значение. Как-то на вопрос, чем она объясняет свой успех в науке, Е. Н., не задумываясь, ответила: «Волей». Потом добавила: «Я знала многих мужчин умнее меня, которые, однако, ничего серьезного не сделали, так как не хватило воли».[6]

У Евгении Николаевны не было детей, но она любила говорить: «У меня большая семья». В нее она включала обширный круг друзей, и особенно учеников. Ее способность приобретать друзей и принимать их по-семейному была просто поразительной. Дом Евгении Николаевны всегда был полон людей разных поколений, специальностей и ученых званий.

Работала Евгения Николаевна самозабвенно и много, но у нее всегда доставало времени на общение с людьми и книгами, она увлекалась театром, хорошей музыкой, художественной самодеятельностью.

Е. Н. Синская-ученый неукоснительно следовала завету одного из учителей своей студенческой юности, призывавшему «до гробовой доски всегда учиться и в понимании утех себе искать» (А. Ф. Фортунатов). Вся ее научная жизнь — это беспрестанное освоение нового, а ее новаторские исследования — всегда вклад в развитие науки.

М. Г. Агаев, А. А. Филатенко

---

[6] Материалы Г. С. Воскресенской, касающиеся жизни и деятельности Е. Н. Синской, машинопись, с. 3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция (на примере модельных популяций автогамных растений). Л.: Изд-во ЛГУ, 1978. 272 с. — *Вавилов Н. И.* Линнеевский вид как система. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 32 с. — *Вавилов Н. И.* Азия — источник видов // Раст. рес. 1966. Т. 2. С. 577—580. — *Вавилов Н. И.* Отзыв о докторе сельскохозяйственных наук Е. Н. Синской // Бюл. ВИР. 1979. Вып. 91. С. 6—7. — *Синская Е. Н., Щенкова М. С.* К вопросу о полиморфизме некоторых видов *Vaccinium* // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1928. Т. 18. Вып. 4. С. 185—222. — *Синская Е. Н.* Масличные и корнеплоды сем. *Cruciferae* // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1928. Т. 19. Вып. 3. С. 1—645. — *Синская Е. Н.* К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1931. Т. 25 (1930—1931). Вып. 2. С. 1—97. — *Синская Е. Н.* Видообразование у люцерны и других растений. Л.: Изд-во ВИР, 1935. 124 с. (Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции; прилож. 73). — *Синская Е. Н.* Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 526 с. — *Синская Е. Н.* Люцерна — *Medicago* L. Пажитник — *Trigonella* L. // Культурная флора СССР. Т. 13. Вып. 1. М.; Л.: 1950. С. 7—107, 126—195, 208—217, 253—273, 339—344, 503—516. — *Синская Е. Н.* Учение Н. И. Вавилова об историко-географических очагах развития культурной флоры // Вопросы географии культурных растений и Н. И. Вавилов. М.; Л.: Наука, 1966. С. 22—31. — *Синская Е. Н.* Исторический обзор работ ВИР по систематике // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1968. Т. 39. Вып. 2. С. 3—38. — *Синская Е. Н.* Историческая география культурной флоры (на заре земледелия). Л.: Колос, 1969. 480 с. — *Синская Е. Н.* Вид и его структурные части на различных уровнях органического мира // Бюл. ВИР. 1979. Вып. 91. С. 7—24. — *Синская Е. Н.* Воспоминания о Н. И. Вавилове. Киев: Наукова думка, 1991. 204 с. — *Сметанникова А. И.* Жизнь и деятельность Евгении Николаевны Синской // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 6. С. 713—719. — *Turesson G.* The species and the varieties as ecological units // Hereditas. 1922. Vol. 3. P. 100—113.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт растениеводства
им. Н. И. Вавилова
Санкт-Петербург

Получено 11 X 1989

К ст. З. И. Никитичевой, О. Б. Проскуриной, с. 7

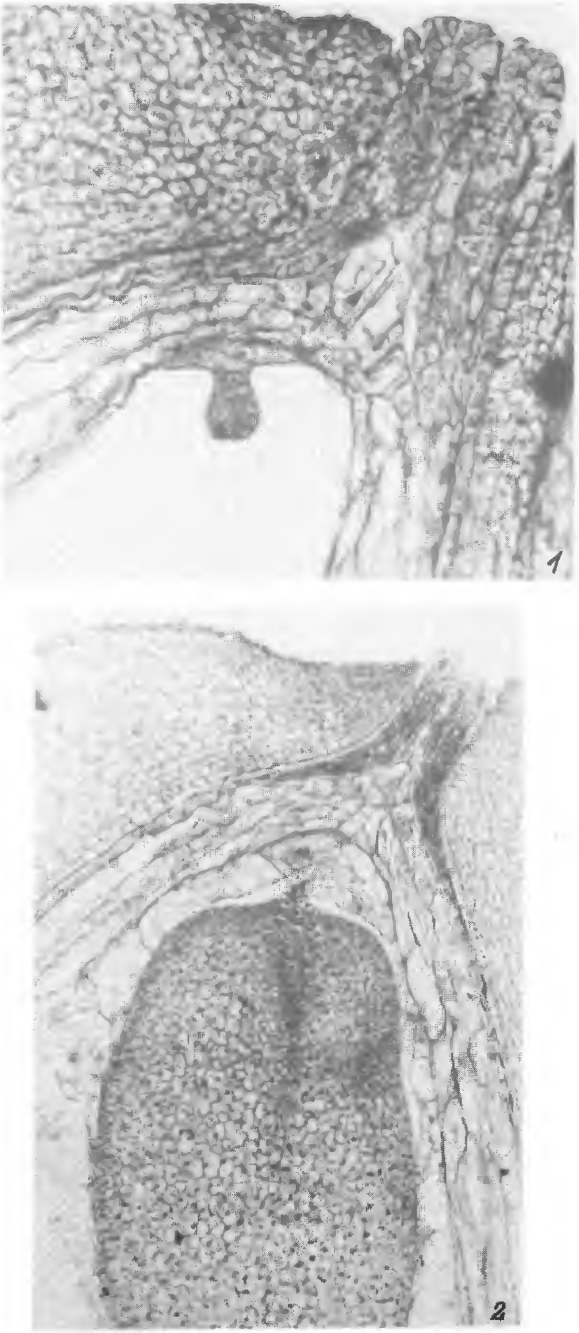


Таблица. Микропилярная часть развивающегося семени (*1*, *2*) на стадиях глобулярного зародыша (*1*) и развития семядоли зародыша (*2*).

Видны наружный и внутренний интегументы, нуцеллус и зародыш с суспензором.

К ст. Н. С. Снигиревской, Л. А. Богдановой, с. 60

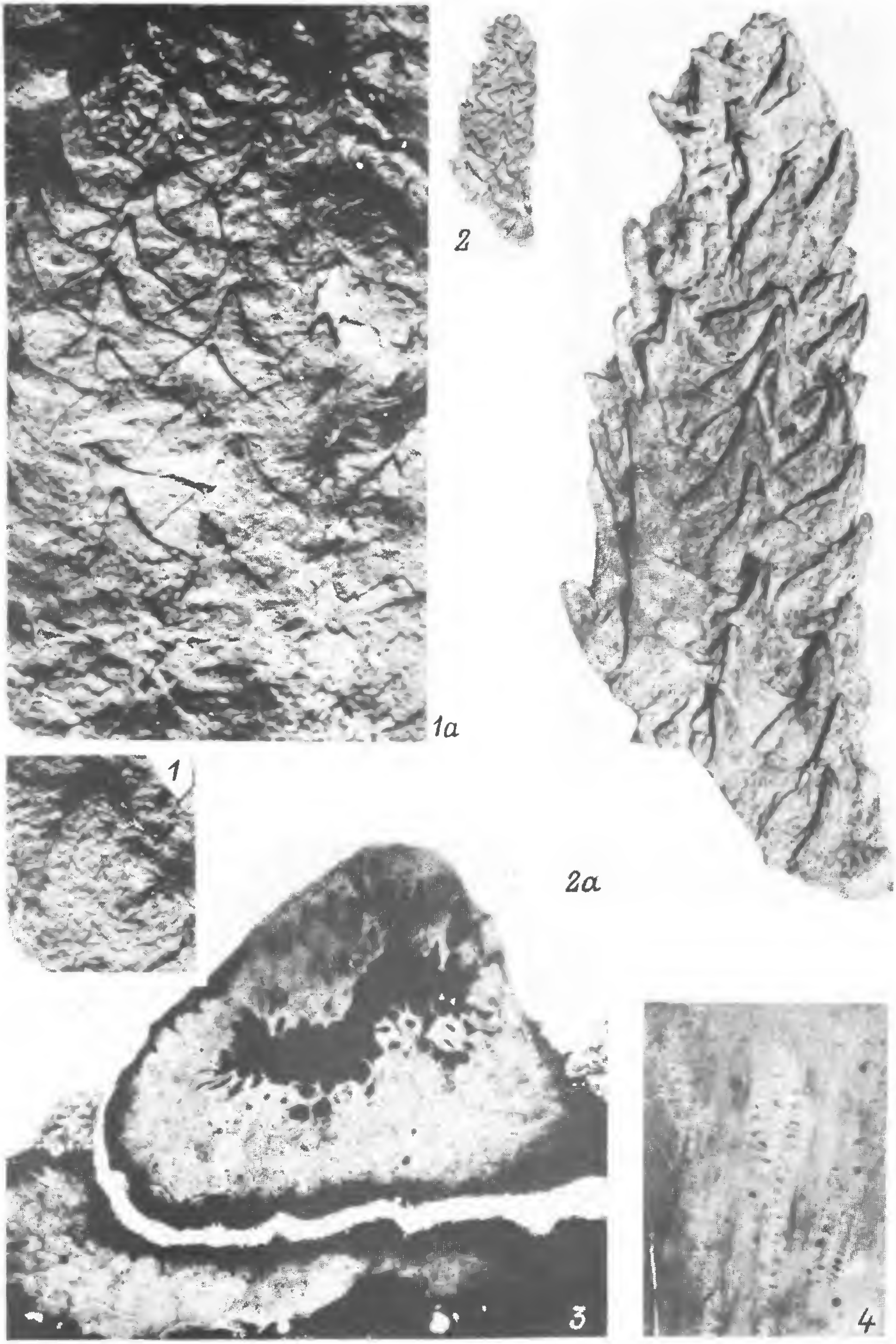


Таблица I. *Barsassia ornata* (СЭМ).

1, 1a — верхушечная часть олиственного побега внутри каменного угля; *2, 2a* — фрагмент верхушечной части побега, извлеченного из угля; *3* — поперечный срез листа в области верхушки, видны фрагмент стебля (внизу) с четким клеточным строением, многослойный мезофилл и комплекс проводящих тканей в листе; *4* — участок продольного среза стебля с шахматным расположением массивов ксилемы из спиральных и лестничных трахеид. Обр. 2/1169. *1, 2* — нат. вел.; *1a, 2a* — ×4; *4* — ×100.

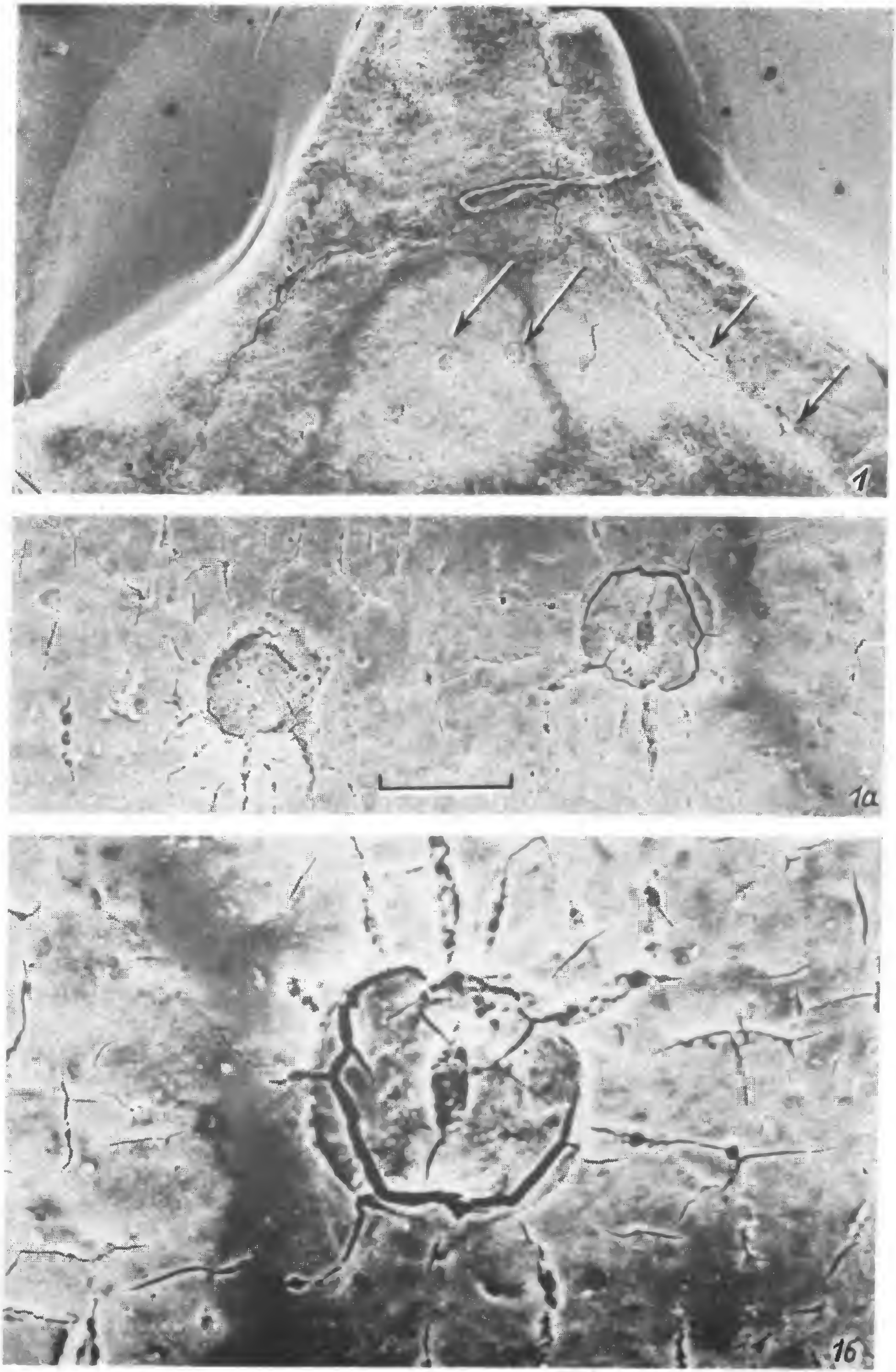


Таблица II. *Barsassia ornata* (СЭМ).

1 — абаксиальная сторона листа, стрелки в центре показывают ямки с устьицами, стрелки справа — краевую устьичную (?) борозду; *1а* — 2 устьица; масштабная линейка — 100 мкм; *1б* — устьице с открытой апертурой. Обр. 2/1169. *1* — ×26; *1а* — ×150; *1б* — ×300.

К ст. М. Ш. Ахалкаци, Г. Е. Гваладзе, с. 67

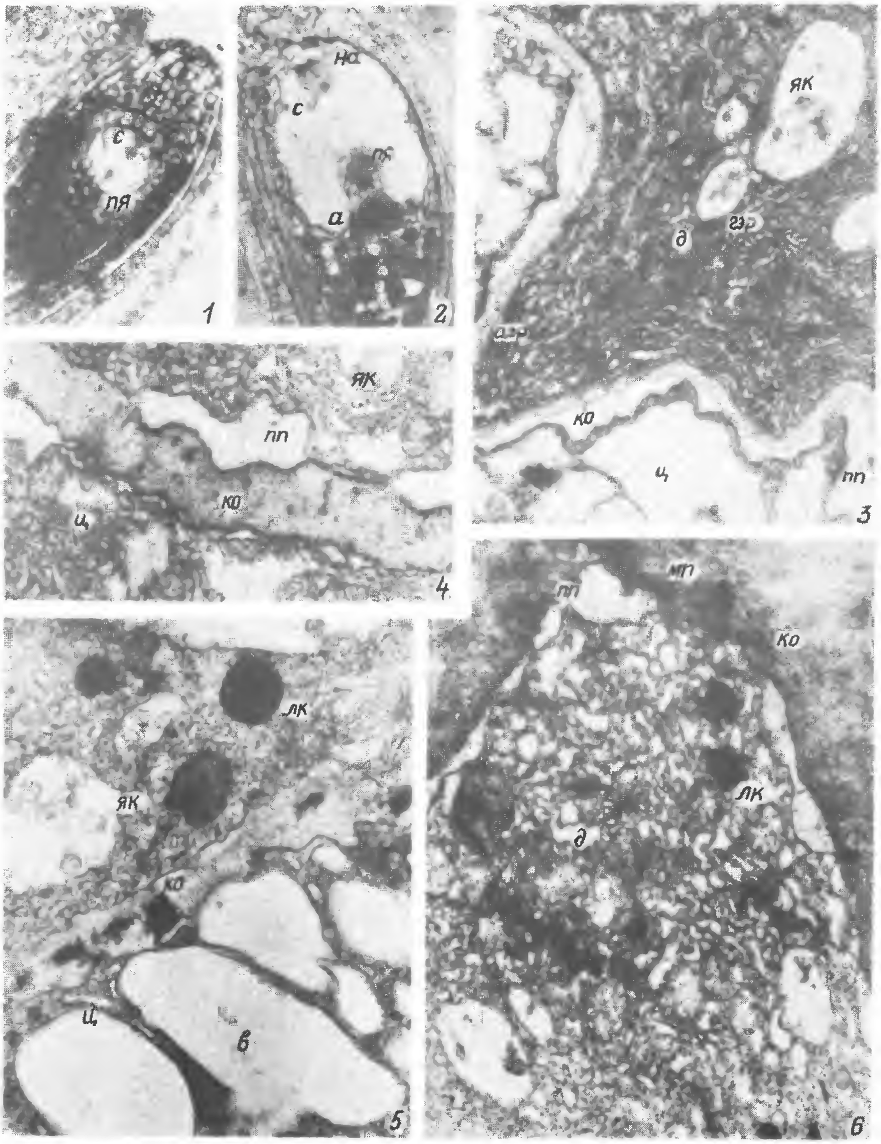


Таблица I. Зародышевый мешок *Galanthus nivalis*.

1 — осенний зародышевый мешок (световой микроскоп), ×800; *2* — весенний зародышевый мешок (световой микроскоп), ×800; *3* — апикальная часть яйцеклетки осеннего зародышевого мешка, ×8000; *4* — фрагмент оболочки яйцеклетки в апикальной зоне, ×25 000; *5* — фрагмент апикальной части яйцеклетки весеннего зародышевого мешка, ×12 000; *6* — базальный участок синергиды осеннего зародышевого мешка, ×10 000. *а* — антипода, *аэр* — агранулярный эндоплазматический ретикулум, *в* — вакуоль, *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум, *д* — диктиосома, *ко* — клеточная оболочка, *л* — лейкопласт, *лк* — липидная капля, *мп* — микропилярный полюс, *на* — нитчатый аппарат, *пп* — периплазматическое пространство, *пя* — полярное ядро, *с* — синергида, *ц* — центральная клетка, *як* — яйцеклетка.

К с. 69

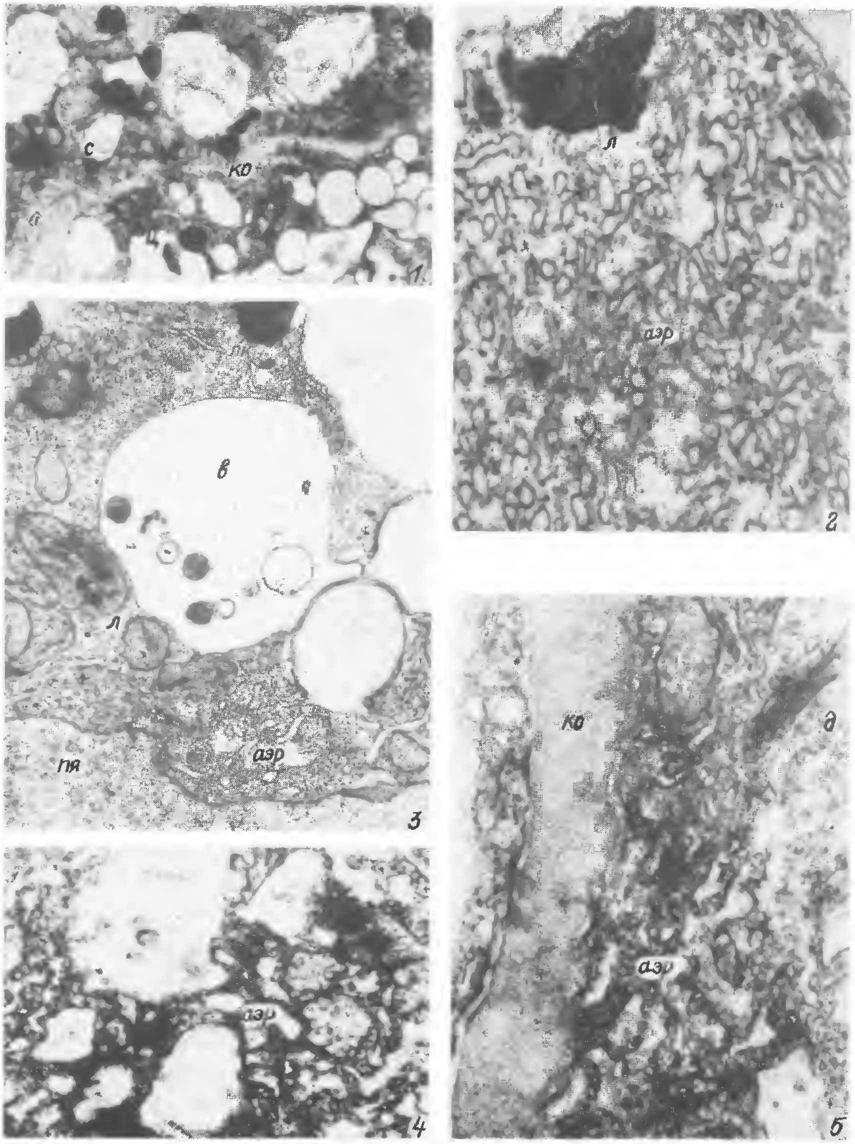


Таблица II. Зародышевый мешок *Galanthus nivalis*.

1 — фрагмент апикального участка синергиды весеннего зародышевого мешка, ×8000; *2* — тяж цитоплазмы в центральной клетке осеннего зародышевого мешка, ×12 000; *3* — участок цитоплазмы центральной клетки весеннего зародышевого мешка около микропилярного полярного ядра, ×17 000; *4* — фрагмент цитоплазмы антиподы осеннего зародышевого мешка, ×20 000; *5* — фрагмент цитоплазмы антиподы весеннего зародышевого мешка, ×20 000. Обозначения те же, что и на табл. I.

К ст. Т. А. Платоновой, Н. П. Кораблевой, с. 75

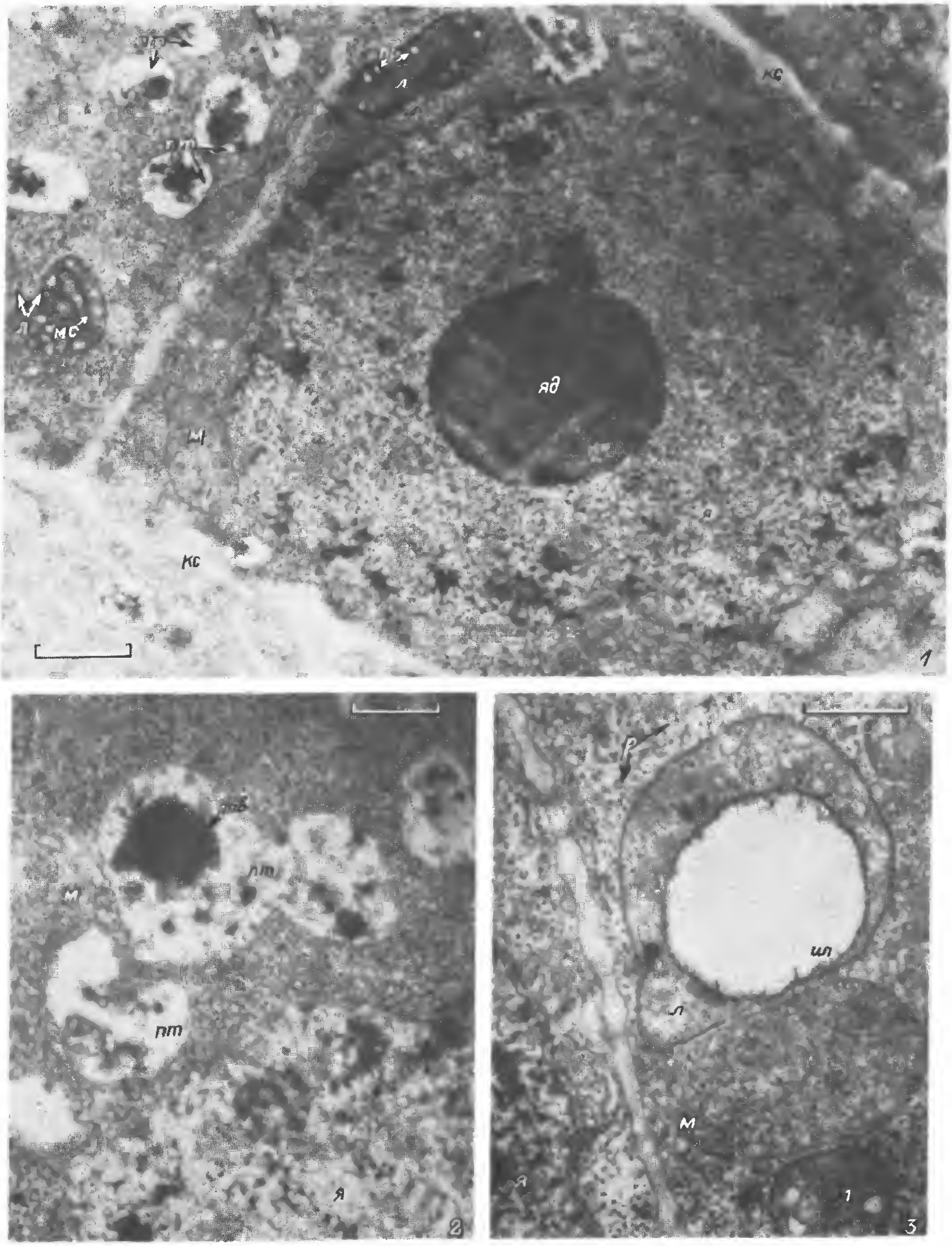


Таблица I. Фрагменты клеток туники апикальной меристемы клубней картофеля.

1 — общий вид клеток туники; *2* — цитоплазматические превакуолярные тельца (мелкие вакуоли); *3* — чашевидный лейкопласт с инвагинацией. *ил* — инвагинация лейкопласта, *кс* — клеточная стенка, *л* — лейкопласт, *м* — митохондрия, *мс* — мембранная система, *пр* — пластидный ретикулум, *пт* — превакуолярное тело, *р* — рибосомы, *эпв* — электронноплотное включение, *я* — ядро, *яд* — ядрышко. Масштабная линейка: *1* — 1; *2, 3* — 0.5 мкм.

К с. 75

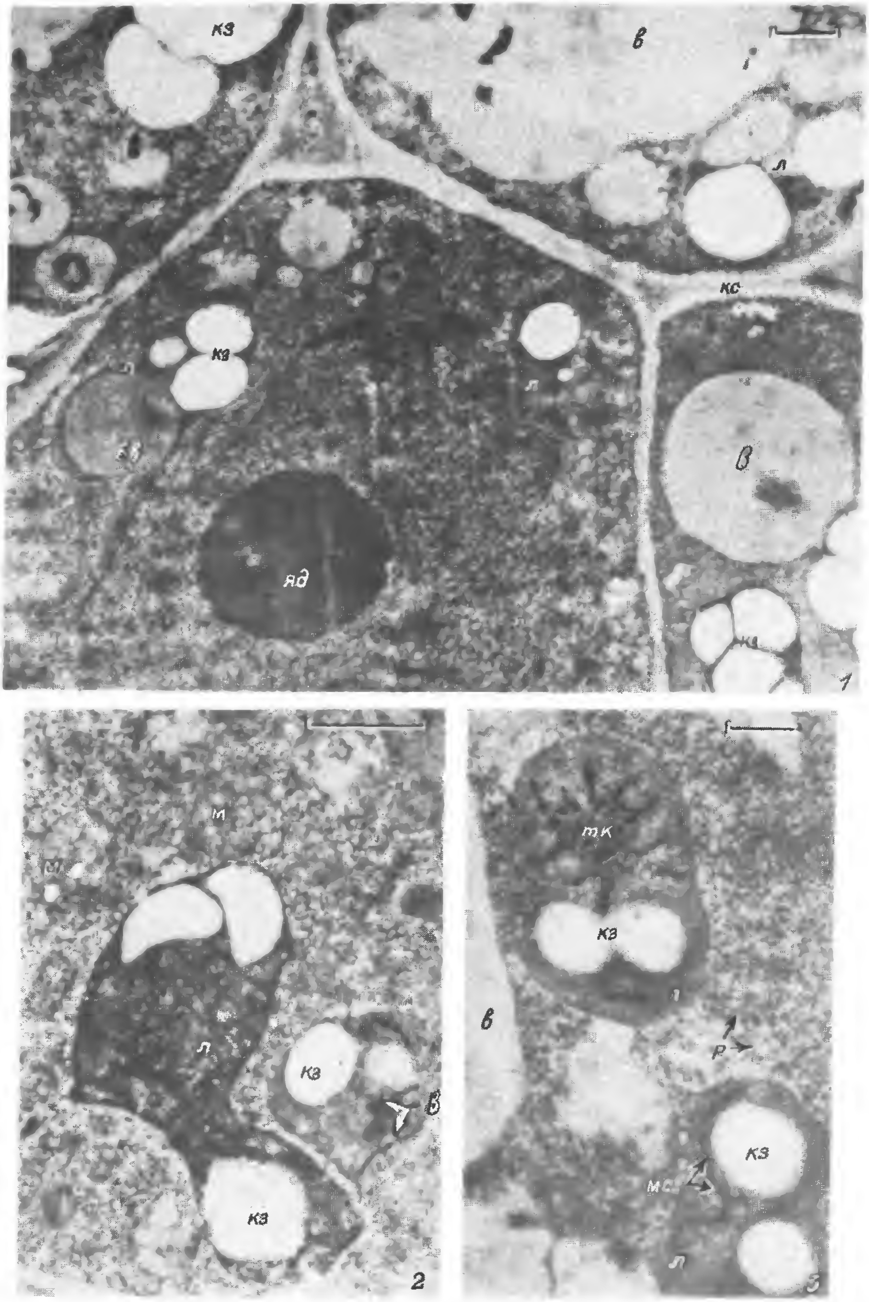


Таблица II. Фрагменты клеток из центральной зоны апикальной меристемы клубней картофеля.

1 — общий вид клеток; *2, 3* — лейкопласты с различной внутренней структурой. *бв* — белковое включение, *в* — вакуоль, *кз* — крахмальное зерно, *лв* — липидное включение, *тк* — «трубчатый» комплекс. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1, 2* — 1; *3* — 0.5 мкм.

К с. 76

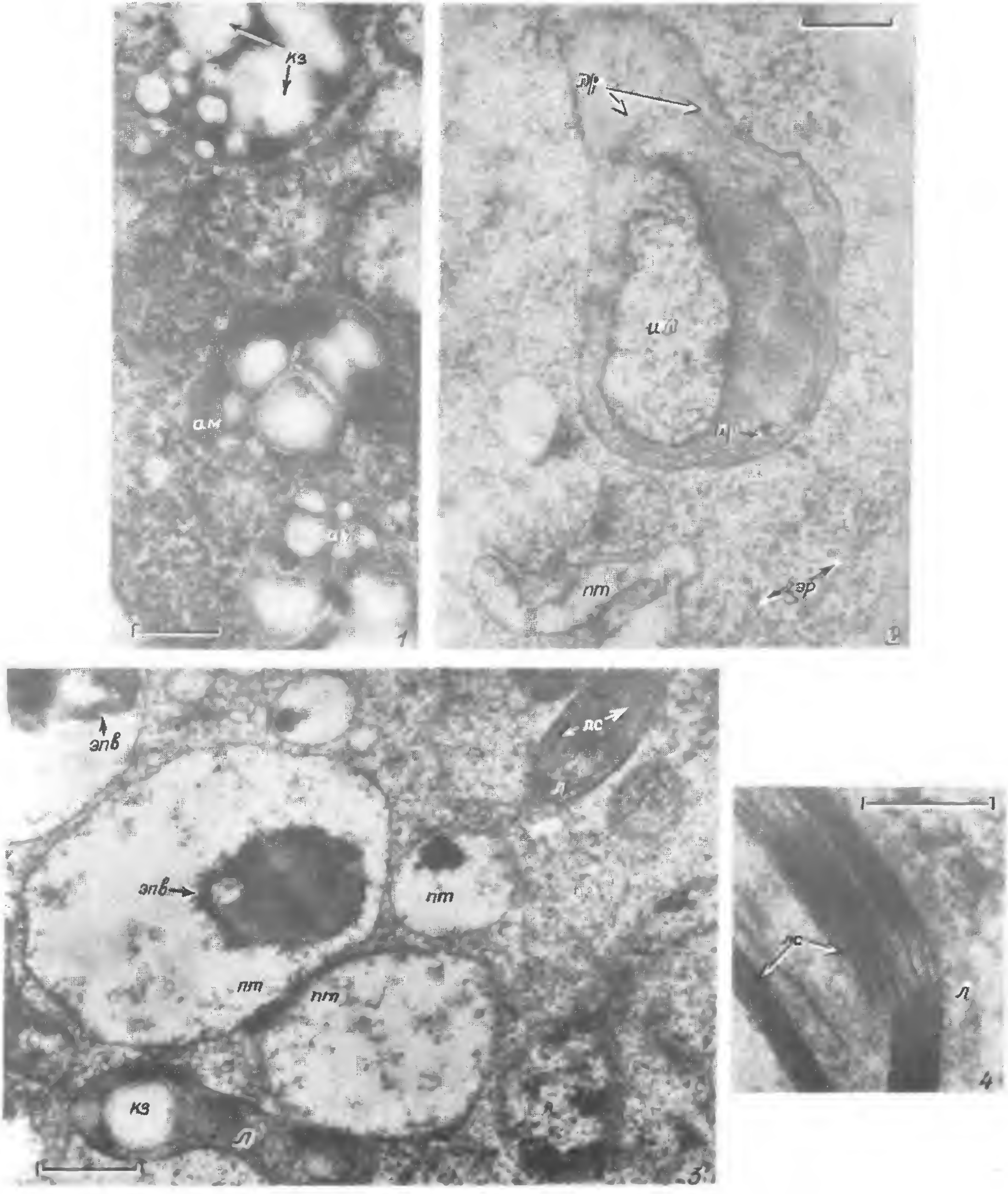


Таблица III. Фрагменты клеток из области стержневой меристемы и основания листового зачатка апекса клубней картофеля.

1 — скопление амилопластов в клетках стержневой меристемы; *2* — чашевидный лейкопласт с хорошо развитым пластидным ретикулумом в клетке из основания листового зачатка; *3* — превакуолярные тела, лейкопласты в клетке из основания листового зачатка; *4* — фрагменты пластиды с ламеллярной системой хлоропласта в клетке из основания листового зачатка. *ам* — амилопласт, *лс* — ламеллярная система. Остальные обозначения те же, что и на табл. I и II. Масштабная линейка: *1*, *4* — 1; *2*, *3* — 0.5 мкм.

CONTENTS

Page

Nikiticheva Z. I., Proskurina O. B. Embryology of *Scheuchzeria palustris* (*Scheuchzeriaceae*) 3

Aghajanian A. M. On the problem of self-compatibility evolution in angiosperms: genic mutations 19

Khalilov I. I., Trifonova V. I. The comparative anatomical investigation of the petiole in representatives of the genus *Crambe* (*Brassicaceae*) in connection with its systematics and phylogeny 33

Makarova I. I., Katenin A. E. Lichens of the middle part of the Iskaten mountain ridge in the west of the Chukotka peninsula 45

COMMUNICATIONS 58

Snigirevskaya N. S., Bogdanova L. A. Finding of stomata and xylem in plants of the genus *Barsassia* (*Asteroxylaceae, Lycopodiophyta*) from the Middle Devonian of the Kuznets basin and some questions of the stomatographic study of ancient plants 58

Akhalkatsi M. Sh., Gvaladze G. E. Seasonal changes of an embryo sac ultrastructure in *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) 66

Platonova T. A., Korablyova N. P. Ultrastructural features of cells from the different zones of the apical meristems in dormant tubers of *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*) 73

Potemkin A. D. The achlorophyllous mycotrophic liverwort *Cryptothallus mirabilis* (*Aneuraceae, Hepaticae*) in the neighbourhood of Leningrad 78

Potapova M. G. The composition and distribution of the attached algal communities in small rivers of the Upper Kolyma river basin 83

Grishin S. Yu. Successions of the subalpine vegetation on lava flows of the Tolbachik area . . . 92

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 101

Andreev M. P., Kudratov I. *Lecidea* (*Lecanorales*) and its closely related taxa of lichen flora from the north-western and central Tajikistan 101

Pimenov M. G., Kljuykov E. V. *Johrenia platycarpa* (*Umbelliferae*), a new for the flora of the USSR species 111

Saksonov S. V., Rakov N. S. *Anemonoides* × *korzhinskyi* (*Ranunculaceae*), a new hybridogenous species from the Middle Volga river region 113

Budantsev A. L. Synopsis of the species of the genus *Nepeta* (*Lamiaceae*). The section *Nepeta* 115

FLORISTIC FINDINGS 127

Krupkina L. I. *Bombycilaena discolor* (*Asteraceae*), a new species for the flora of the USSR 127

ANNIVERSARIES AND MEMORIAL DATES 129

Agayev M. G., Filatenko A. A. Evgeniya Nikolayevna Sinskaya (to the centenary from birth) 129

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Никитичева З. И., Проскурина О. Б. Эмбриология *Scheuchzeria palustris* (*Scheuchzeriaceae*) 3
Агаджанян А. М. К вопросу об эволюции самосовместимости у покрытосеменных: генные мутации 19
Халилов И. И., Трифонова В. И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка представителей рода *Crambe* (*Brassicaceae*) в связи с его систематикой и филогенией . . . 33
Макарова И. И., Катенин А. Е. Лишайники средней части хребта Искатень на западе Чукотского полуострова 45

СООБЩЕНИЯ 58

Снигиревская Н. С., Богданова Л. А. Находка устьиц и ксилемы у растений рода *Barsassia* (*Asteroxylaceae, Lycopodiophyta*) из среднего девона Кузнецкого бассейна и некоторые аспекты стоматографического исследования древних растений 58
Ахалкаци М. Ш., Гваладзе Г. Е. Сезонные изменения ультраструктуры зародышевого мешка *Galanthus nivalis* (*Amaryllidaceae*) 66
Платонова Т. А., Кораблева Н. П. Ультраструктурные особенности клеток различных зон апикальных меристем покоящихся клубней *Solanum tuberosum* (*Solanaceae*) 73
Потемкин А. Д. Бесхлорофилльный микотрофный печеночник *Cryptothallus mirabilis* (*Aneuraceae, Hepaticae*) под Ленинградом 78
Потапова М. Г. Состав и распределение сообществ прикрепленных водорослей малых рек бассейна Верхней Колымы 83
Гришин С. Ю. Сукцессии подгольцовой растительности на лавовых потоках Толбачинского дола 92

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ 101

Андреев М. П., Кудратов И. *Lecidea* (*Lecanorales*) и близкие таксоны лишайников флоры северо-западного и центрального Таджикистана 101
Пименов М. Г., Клюйков Е. В. *Johrenia platycarpa* (*Umbelliferae*) — новый вид для флоры СССР 111
Саксонов С. В., Раков Н. С. *Anemonoides* × *korzhinskyi* (*Ranunculaceae*) — новый гибридогенный вид из Среднего Поволжья 113
Буданцев А. Л. Обзор видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*). Секция *Nepeta* 115

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ 127

Крупкина Л. И. *Bombycilaena discolor* (*Asteraceae*) — новый для флоры СССР вид 127

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ 129

Агаев М. Г., Филатенко А. А. Евгения Николаевна Синская (к 100-летию со дня рождения) 129

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1992. Т. 77. № 1. 1—136